N° D'ORDRE : 335

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Armand PONS

Première thèse. — CONTRIBUTION PALYNOLOGIQUE A L'ÉTUDE DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION PLIOCÈNES DE LA RÉGION RHODANIENNE.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 avril 1964 devant la Commission d'examen.

MM. L. EMBERGER ..... *Président.*

CH. SAUVAGE .....
L. GRAMBAST ..... } *Examinateurs.*
M^me^ M. VAN CAMPO .....
Directeur du Laboratoire de Palynologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.

PARIS
MASSON & C^ie^, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1964

N° D'ORDRE :
335

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Armand PONS

Première thèse. — CONTRIBUTION PALYNOLOGIQUE A L'ÉTUDE DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION PLIOCÈNES DE LA RÉGION RHODANIENNE.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 avril 1964 devant la Commission d'examen.

MM. L. EMBERGER ..... *Président.*

CH. SAUVAGE .....
L. GRAMBAST ..... *Examinateurs.*
M^me^ M. VAN CAMPO .....

Directeur du Laboratoire de Palynologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.

PARIS
MASSON & C^ie^, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1964

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

LISTE DES PROFESSEURS

Doyen.

M. B. CHARLES.

Assesseurs.

MM. R. JOUTY, I. ASSENMACHER.

Doyen honoraire.

M. P. MATHIAS.

Professeurs honoraires.

MM. R. JACQUES, M. CASTERAS, E. CARRIÈRE, E. TURRIÈRE, J. SOULA, G. DENIZOT, J. GRANIER.

Professeurs titulaires.

MM.	M. MOUSSERON	Chimie.
	L. EMBERGER	Botanique.
	CH. BOUHET	Physique.
	P. MATHIAS	Zoologie et biologie générale.
	J. P. ROIG	Physique.
	P. CHATELAIN	Minéralogie et cristallographie.
Mlles	O. TUZET	Zoologie et biologie générale.
	G. CAUQUIL	Chimie.
MM.	G. COUCHET	Mécanique supérieure.
	J. SALVINIEN	Chimie-physique.
Mlle	A. M. VERGNOUX	Physique.
MM.	M. BOUIX	Mathématiques.
	J. AVIAS	Géologie.
	P. VIELES	Chimie.
	J. RABINOVITCH	Physique (C. S. U.).
	E. KAHANE	Chimie biologique.
	J. J. MOREAU	Mécanique rationnelle.
	B. CHARLES	Mathématiques pures.
	J. MOTTE	Botanique.
	R. JOUTY	Physique.
	R. LEGENDRE	Zoologie.
	C. CHALIN	Physique.
	I. ASSENMACHER	Physiologie animale.
	B. PISTOULET	Physique.
	CH. ROUMIEU	Analyse supérieure.
	A. POTIER	Chimie minérale.
	R. LAFONT	Physique.
	R. JACQUIER	Chimie.
	J. FALGUEIRETTES	Minéralogie.
Mme	J. CHARLES	Mathématiques.

Professeurs sans chaire.

Mme	M. de Poucques	Botanique (C. S. U.).
M.	P. Muraour	Géophysique appliquée.
Mme	M. Lafon	Mathématiques.
MM.	M. Mattauer	Géologie.
	P. Caillon	Physique.
	G. Tourne	Chimie.
	L. Euzet	Zoologie (C. S. U.).
	J. Rémy	Géologie.
Mme	G. Vernet	Biologie animale.
MM.	H. Andrillat	Astronomie.
	P. Demangeon	Géologie.
	Ch. Sauvage	Botanique.
	A. Bonnet	Botanique.
	J. Rouzaud	Chimie.

Maîtres de conférences.

Mme	Ch. Duboul-Razavet	Géologie (C. S. U.).
MM.	A. Savelli	Physique.
	H. Christol	Chimie.
	E. Groubert	Physique.
Mme	H. Guastalla	Biologie physico-chimique.
MM.	J. P. Lafon	Mathématiques.
	A. Steiner	Psychophysiologie.
	G. Lamaty	Chimie.
	C. Deloupy	Physique.
	L. Grambast	Botanique.
	R. Gaufres	Chimie.
	F. Proust	Géologie.
	A. Bassompierre	Physique.
	A. Martineau	Mathématiques.
	R. Marty	Physiologie animale.
	M. Maurin	Chimie.
	M. Bourdu	Physiologie végétale.
	J. J. Soulier	Chimie (C. S. U.).
	J. Paris	Biologie animale (C. S. U.).

Chargés d'enseignement.

MM.	Lefranc	Mathématiques.
	A. Sturer	Mathématiques.
Mlle	A. Baillette	Mathématiques (C. S. U.).
M.	P. Molino	Mathématiques (C. S. U.).

Secrétaire principal.

M. E. Siau.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548305_0015

Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris.
12e Série, Tome V, pp. 499-722.

CONTRIBUTION PALYNOLOGIQUE A L'ÉTUDE DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION PLIOCÈNES DE LA RÉGION RHODANIENNE

Par Armand PONS

SOMMAIRE

Avant-Propos 501

Introduction 504

Chapitre premier. — ***Techniques et méthodes*** 513

I. — Techniques 513
1° Schéma général 513
2° Remarques 514
Prélèvements (p. 514) ; broyage (p. 514) ; siphonage (p. 515) ; pollutions (p. 516).

II. — Méthodes 517
1° Les méthodes d'étude morphologique et de détermination des spores et des pollens 517
2° Réalisation des spectres, construction et interprétation des diagrammes 530
3° Les méthodes d'étude de morphologie comparée verticale 533

Chapitre II. — ***Stratigraphie et paléogéographie des gisements étudiés. Historique des recherches antérieures*** 535

I. — Stratigraphie 535
1° Mollon 535
2° La Bégude et Hauterives 538
3° Essai de datation absolue 541

II. — Paléogéographie 544
1° Mollon 544
2° La Bégude 545
3° Hauterives 545

III. — Historique 546

CHAPITRE III. — ***Etude de la flore pollinique*** 549

I. — DIAGNOSE ET AFFINITÉS DES FORMES POLLINIQUES 553
Acer (p. 553) ; Bi-ailés (p. 556) ; *Pinus* (p. 562) ; *Buxus* (p. 571) ; Cupressacées (p. 575) ; *Ilex* (p. 581) ; *Liquidambar* (p. 584) ; Ombellifères (p. 588) ; *Osmunda* (p. 589) ; *Quercus* (p. 594) ; Sapotacées (p. 599) ; *Symplocos* (p. 601) ; Taxodiacées (p. 602) ; Triporés (p. 606) ; *Tsuga* (p. 609) ; Ulmacées (p. 611). Types morphographiques (p. 615). Formes polliniques nouvelles (p. 617).

II. — SYNTHÈSE FLORISTIQUE 622
Mollon (p. 624) ; La Bégude (p. 625) ; Hauterives (p. 625).

III. — COMPARAISON AVEC LES MICRO- ET MACROFLORES DU MÊME ÂGE 626

IV. — LA VÉGÉTATION ET LE CLIMAT D'APRÈS LA FLORE POLLINIQUE 631

Résumé 632

CHAPITRE IV. — ***Analyse pollinique*** 634

I. — MOLLON 635
1° Synthèse et corrélations des données quantitatives 635
2° Variations significatives et concomitances 637
3° Conclusions 640

II. — LA BÉGUDE 641
1° Synthèse et corrélations des données quantitatives 641
2° Variations significatives et concomitances 643
3° Conclusions 646

III. — HAUTERIVES 647
1° Synthèse et corrélations des données quantitatives 647
2° Variations significatives et concomitances 648
3° Conclusions 650

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DES RÉSULTATS DE L'ANALYSE POLLINIQUE 651

CHAPITRE V. — ***Etude des variations verticales du pollen de quelques taxa*** 658

I. — ABIES 658
A. pinsapo (p. 658) ; *A. pectinata* (p. 663).

II. — TSUGA 666
T. canadensis (p. 666) ; *T. caroliniana* (p. 667).

III. — PINUS 667

IV. — QUERCUS 669

V. — LIQUIDAMBAR 674

VI. — FAGUS 678

Résumé 683

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS 684

ABSTRACT 693

ZUSAMMENFASSUNG 696

INDEX ALPHABÉTIQUE DES PRINCIPAUX NOMS PROPRES 699

BIBLIOGRAPHIE 705

MICROPHOTOGRAPHIES 715

AVANT-PROPOS

L'analyse pollinique, qui révèle chaque jour un matériel végétal fossile considérable, demeure, peut-être à cause de ses origines, une discipline principalement géologique dans ses concepts, ses techniques et ses applications.

De propos délibéré, le présent travail est, au contraire, un essai d'exploitation de ce matériel au profit de la botanique et de la biologie.

Cette conception m'a été suggérée et maintes fois rappelée par une formule familière : « On ne peut connaître le monde des plantes sans en connaître le passé » (L. Emberger, 1944, 11).

Certes, les plus brillants praticiens de l'analyse pollinique d'aujourd'hui ne se contentent pas seulement d'obtenir, par l'étude du contenu sporopollinique des sédiments, quelques coupures chronostratigraphiques ou des renseignements paléoclimatiques et paléogéographiques. L'œuvre de J. Iversen, F. Firbas, H. Godwin, L. A. Kuprianova, G. Lemée, M. Van Campo, entre autres, a beaucoup contribué à expliquer la répartition actuelle des plantes grâce à la connaissance de la végétation holocène et quaternaire.

Mais cet apport a été acquis en étudiant, sur une période relativement courte et récente, le pourcentage de pollens (1) qui appartiennent tous à des plantes actuellement indigènes et dont on peut penser qu'ils représentent chacun constamment la même espèce.

Or, pour plusieurs raisons, mes observations portent sur une période de temps étalée sur plusieurs millions d'années et qui s'est terminée il y a trois à sept millions d'années. Dans ces conditions, l'analyse pollinique classique s'avère insuffisante : d'une part, les *taxa* ne peuvent être tenus pour figés sur une telle durée; d'autre part, les événements phytogéographiques deviennent difficilement analysables dans le cadre d'une végétation dont la structure est hypothétique. J'ai donc essayé de mettre au point un contrôle morphologique permanent du matériel compté; de plus, je me suis astreint à n'utiliser pour l'analyse des spectres et des diagrammes aucun des concepts sociologiques et dynamiques utilisés en analyse pollinique récente.

Cependant, spores et pollens, seuls parmi les restes végétaux fossiles, possèdent deux qualités remarquables : ce sont des organes

(1) Le mot *pollen* désigne, à proprement parler, la substance et ne devrait être employé qu'au singulier. Pour des raisons évidentes de commodité, l'habitude a été prise, dans presque tous les ouvrages palynologiques, d'écrire « pollen » pour « grain de pollen » et ce au pluriel comme au singulier.

relativement fixes à l'échelle de l'individu et de l'espèce; ils sont susceptibles de se fossiliser en très grand nombre et d'une manière continue sur d'assez longues séquences stratigraphiques. Précisément, au-delà du comptage des grains dans des niveaux superposés, j'ai voulu utiliser ces propriétés sur le plan de l'analyse morphologique et taxonomique.

Cet essai vise donc à une exploitation plus complète de ces précieux témoins du monde végétal que sont spores et pollens.

Au cours de ces recherches, pour lesquelles j'ai dû réaliser la mise sur pied d'un laboratoire et réunir toutes les conditions de travail (documentation, même la plus élémentaire, collection de références, etc.), j'ai contracté de nombreuses dettes de gratitude :

Je dois d'abord remercier tous ceux qui, à des titres divers, m'ont apporté leur concours ou une aide amicale : MM. R. Benoit, P. Dupy et G. Fort, Mme N. Roussine et M. P. Daumas, M. J. Bertrand, Mlle L. Bertrand, M. et Mme B. Durand, MM. H. B. Lück, J. Médus, Roger Molinier, P. Monnier, P. Neville et J. Roux.

Dans le domaine géologique, j'ai eu la chance de bénéficier des conseils et des renseignements précieux de MM. les Professeurs G. Denizot, G. Mazenot et M. Gottis, de M. E. Bonifay, Maître de recherches au C. N. R. S. et de M. R. Plegat, Maître-assistant à la Faculté des Sciences de Montpellier. A tous, j'exprime ma profonde gratitude.

Je suis heureux, aussi, d'exprimer ma profonde et respectueuse reconnaissance aux personnalités qui ont bien voulu m'honorer de leurs bienveillants conseils ou de leur cordiale sollicitude : MM. les Professeurs A. L. M. Bonnet, E. Boureau, G. Depape, M. Guinochet, J. Iversen, G. Lemée, G. Mangenot, P. Quézel et J. L. Trochain.

Il m'est agréable de pouvoir remercier les membres de la Commission de Biologie végétale du C. N. R. S., et parmi eux mon Parrain, M. le Professeur H. Gaussen, qui m'ont fait confiance durant les années 1954-1960, me permettant ainsi de réaliser la partie la plus importante de mes recherches.

M. le Professeur René Molinier a éveillé mon intérêt pour la recherche et a guidé mes premiers pas. M. le Professeur R. Nozeran m'a fait profiter de son enseignement pratique inoubliable de morphologie comparée et m'a permis de demeurer en contact avec le domaine expérimental, complément si nécessaire à l'activité descriptive qui me préoccupe surtout. D'autre part, ces deux Maîtres m'ont témoigné une constante bienveillance et une bonté efficace dans les circonstances difficiles de ma vie personnelle. Aussi est-ce avec un sentiment d'affectueuse reconnaissance que je les assure de mon profond attachement.

M. le Professeur L. Grambast a bien voulu accepter de juger ce travail. Je lui exprime tous mes remerciements.

M. le Professeur Ch. Sauvage a accepté de lire très attentivement le manuscrit de cette Thèse, qui a beaucoup gagné à passer au feu de ses pertinentes critiques. Je suis heureux de lui exprimer ma reconnaissance, qui se double du désir de profiter plus largement de son immense savoir, tout de clarté et de précision.

Il m'est particulièrement agréable de pouvoir exprimer très respectueusement ma profonde reconnaissance à M^me^ M. Van Campo, Directeur du Laboratoire de Palynologie de l'E. P. H. E., qui m'a accueilli avec beaucoup de bienveillance dans son laboratoire et m'a toujours permis d'avoir recours à son inestimable bibliothèque comme à sa très riche collection de pollens de référence, et qui, s'étant toujours intéressée à mon travail, a bien voulu me faire de très utiles suggestions pour améliorer mon manuscrit et le compléter par un article dans la revue qu'elle dirige. Enfin, M^me^ Van Campo a accepté de se déplacer pour faire partie du Jury de cette Thèse.

Ce travail doit d'exister à M. le Professeur L. Emberger, Directeur de l'Institut de Botanique de l'Université de Montpellier, Correspondant de l'Institut. La confiance que mon Maître m'a toujours manifestée, le profit et les impulsions dont j'ai bénéficié — parfois inconsciemment — au cours de douze années de son enseignement oral, où s'équilibrent le plus solide savoir et l'intuition la plus profonde, la force que j'ai puisée aux moments critiques dans son exemple quotidien, sont difficiles à exprimer. Aussi, avec l'expression très respectueuse de mes profonds sentiments de filiale reconnaissance, je veux simplement offrir à M. le Professeur Emberger l'hommage du peu de bon que peut contenir ce travail et ceux qui lui feront suite.

Enfin MM. L. Emberger et R. Heim ont accepté ce mémoire dans les *Annales des Sciences Naturelles, Botanique,* qu'ils dirigent. Je les remercie profondément du grand honneur qu'ils m'ont ainsi accordé.

INTRODUCTION

No conclusion in the field of paleontology can have the degree of certainity and predictability wich may be reached in experimental sciences such as physiology or genetics.

G. L. Stebbins (1949 *a*, 522).

Je dois mon goût botanique pour le passé à mon Maître, M. le Pr Emberger, qui, à l'occasion de la discussion de quelques problèmes soulevés par mes premières recherches phytogéographiques (1), sut me montrer l'insuffisance des explications par les seules causes actuelles.

Les circonstances m'ayant éloigné de la phytogéographie, je me trouvais ainsi naturellement amené, en 1952, à m'intéresser à l'histoire des végétaux dans la région méditerranéenne.

Dans un premier temps, sur les conseils de M. le Pr Emberger, j'ai entrepris l'inventaire du matériel des travaux classiques (de Saporta, Marion, Laurent, Depape), avec le concours des techniques modernes de la paléobotanique (A. Pons, 1955). C'est au cours de cette exploration que j'ai découvert toutes les possibilités des recherches palynologiques : des affleurements voisins de gisements macrofloristiques classiques, mais beaucoup moins limités dans le temps et l'espace, révélaient un matériel nouveau et abondant, susceptible d'être traité selon les méthodes de l'analyse pollinique, si séduisante pour qui a touché à la phytogéographie et la phytosociologie.

Rapidement, la dure nécessité scientifique de la spécialisation aidant, j'ai concentré, dès 1953, tout mon intérêt sur les spores et les pollens.

Dès l'abord, des limites dans le temps se sont imposées pour des raisons immédiates :

— l'absence de sédiments sporopollinifères (2) dans le Pléistocène de la région, hormis quelques rares tourbières périphériques très

(1) En particulier, M. le Pr Emberger, devant mes vains efforts pour expliquer l'hétérogénéité floristique des Hêtraies de la région du Luberon, me suggéra une hypothèse faisant intervenir le lointain passé de ce groupement, hypothèse qui, précisément, prend aujourd'hui seulement son contour définitif (p. 682).

(2) Les possibilités offertes par les sédiments préhistoriques n'ont été révélées que fort récemment (A. Pons et P. Quézel, 1956; M. Van Campo et A. Leroy-Gourhan, 1956) et il semble que les résultats que l'on peut, raisonnablement, en attendre ne soient que très exceptionnellement comparables à ceux de l'analyse pollinique des tourbières ou des sédiments préquaternaires.

récentes et déjà étudiées (F. Firbas, 1932), m'interdisait l'histoire quaternaire;

— au-delà du Miocène terminal, la détermination botanique des spores et pollens s'avérait fort hasardeuse et seul l'inventaire des « unités morphographiques » — très utile sur le plan pratique des coupures chronostratigraphiques, mais sans intérêt botanique — était possible.

Cette dernière limite était déjà soupçonnée par Flahault, sur les bases de la macropaléontologie : « il ne me paraît pas que, dans l'état actuel de nos connaissances, on puisse utilement remonter au-delà de la période pliocène pour suivre les variations successives de la flore sur les rivages français de la Méditerranée » (1947, 8). Plus récemment, la génétique et la cytotaxonomie en ont montré la cause profonde : « la conclusion la plus vraisemblable de toutes les données disponibles est que la plupart des plantes ligneuses actuelles existent depuis cinq millions d'années » (G. L. Stebbins, 1949 *a*, 522).

Remontant assez loin dans cette période d'active différenciation spécifique qui a vu l'apparition des plantes ligneuses actuelles et dont l'importance a été soulignée par les études du Pliocène américain (D. I. Axelrod, 1948) et européen (W. Szafer, 1947) pour ne s'arrêter qu'aux débuts des glaciations pléistocènes, ce travail a revêtu, dans un premier temps, l'aspect d'une large enquête dans les régions méditerranéenne et périméditerranéenne françaises, depuis le Pontien jusqu'au Villafranchien inclus.

*
**

Ce faisant, j'ai éprouvé, en fait, la nécessité d'un approfondissement et d'un aménagement des concepts de cette recherche. Peu à peu se sont dégagées les lignes de force qui ont orienté ce travail, lui ont imposé des limites plus précises sinon plus étroites, et lui ont donné son contour définitif.

Mes premiers résultats, spectres de niveaux provenant de localités éparses (de la Catalogne à la Bresse, en passant par les Cévennes, le Massif Central et le Luberon) et de sédiments divers, m'ont, en effet, montré qu'il est difficile de remplir correctement les conditions requises par l'analyse pollinique des sédiments récents. Les difficultés tiennent à la détermination du matériel et à la nature des sédiments.

Les catégories taxonomiques supérieures (familles et genres) étant demeurées palynologiquement à peu près identiques depuis le Tertiaire supérieur, il est assez facile de connaître rapidement l'identité générique de chaque grain et d'établir un spectre à ce niveau. Quelques éléments de ces spectres ont actuellement des exigences écologiques et une répartition géographique telles, qu'ils confèrent à l'analyse pollinique qui en résulte, une signification paléobiolo-

gique précise : il en est ainsi du pourcentage de pollens de Cupressacées, d'*Abies*, de *Taxodium*, de *Liquidambar*, de *Fraxinus*. Dans le cas de sédiments de marécages, il est possible d'en tirer un schéma solide de l'histoire du milieu de dépôt et de la genèse du sédiment (P. W. Thomson, 1954; H. Weyland et *al.*, 1960). Cependant, ces considérations ressortissent plutôt au domaine géologique, et le plus souvent, du point de vue botanique, l'absence d'une grande précision ôte toute signification à un pourcentage de pollens (pour des Chênes, des Pins, des Ulmacées, par exemple).

Cela est encore plus vrai si l'on superpose les spectres pour dresser les diagrammes, particulièrement pour de longues périodes comme celles auxquelles on se trouve confronté en analyse pollinique du Tertiaire. Des substitutions d'espèces biologiquement très différentes ont pu avoir lieu : la permanence d'une fréquence pollinique globale peut masquer les changements floristiques importants et, inversement, sous les variations d'une fréquence globale peut se cacher la constance d'une des espèces rangées sous la même étiquette.

Ayant observé que des spectres, différents quant aux genres biologiquement significatifs, se ressemblent beaucoup en ce qui concerne des formes polliniques (1) sans signification parce que trop largement déterminées, j'ai éprouvé le besoin de préciser les déterminations.

En analyse pollinique récente, cette détermination précise est généralement possible pour chaque grain isolé. Elle consiste à rapprocher successivement celui-ci de l'image moyenne du pollen d'un ensemble, bien précis et toujours relativement restreint, d'espèces actuelles, pour choisir celle avec laquelle il se superpose le mieux. Quelquefois les pollens des deux ou trois espèces en compétition sont fort proches et ne se distinguent que statistiquement. Une étude du ou des caractères distinctifs sur la population des pollens en question de chaque niveau, permet alors de savoir quelle espèce est présente ou quelle est l'importance relative des espèces coexistantes (Eneroth, 1951; Van Campo et Elhai, 1956).

Quand il s'agit du Tertiaire, cette détermination précise est plus complexe, car il faut tenir compte de l'existence possible non seulement de nombreuses espèces actuellement exotiques, mais encore d'espèces fossiles et de formes ancestrales plus ou moins synthétiques. Avant de déterminer les genres ou les espèces auxquels appartiennent les grains pris isolément, il s'agit donc de pouvoir, à chaque

(1) Dans ce travail, j'appelle *forme pollinique* tout ensemble de grains qui se ressemblent plus entre eux qu'à aucun autre. Ces formes polliniques peuvent correspondre au pollen de *taxa* de rang très divers ou à des groupes de *taxa* d'importance très variable; lorsque cette correspondance est établie, la forme pollinique est désignée par le nom de *taxon* dont le pollen présente le plus d'affinités avec elle. Si la forme pollinique ne correspond, à ma connaissance, au pollen d'aucun *taxon* connu, elle est désignée par le nom morphographique sous lequel elle a été décrite; si elle est inédite ou si elle présente une individualité certaine par rapport à un type morphographique même proche, elle sera désignée par les deux qualificatifs qui rappellent ses caractères essentiels.

niveau, comparer tous les grains appartenant à la même famille ou au même genre, voire à la même « classe » de pollen (*sensu* K. Faegri et J. Iversen, 1950, 128-129), afin de préciser, grâce aux discontinuités des caractères — tant qualitatifs que quantitatifs —, combien de genres ou d'espèces sont en présence. Cette opération permet, *ipso facto,* d'établir les contours de l'image moyenne des grains appartenant à chaque forme pollinique élémentaire. Il est possible, alors, de déterminer chacune de ces dernières, soit que son image se rapproche de celle d'un *taxon* actuel équivalent ou de plusieurs *taxa* actuels voisins, soit qu'elle permette d'affirmer l'existence d'un taxon disparu dont les particularités peuvent alors être circonscrites aussi objectivement que possible.

Cette manière de procéder, dont nous verrons le mécanisme ultérieurement (p. 520-529), exige, pour tous les groupes complexes, la prise en compte et l'observation, souvent très détaillée, d'un grand nombre de grains à chaque niveau. Elle semble répondre au vœu exprimé par W. Szafer (1949, 97) : « *according to my opinion it would be also to a great advantage of science if also other investigators of the Tertiary would not satisfy themselves with single or only few specimen of the given species when they are able to gather and examine a larger quantity of them* ».

Malheureusement, ainsi que nous le verrons, certains grains, mal conservés ou se présentant mal, ne permettent pas toutes les observations de détail nécessaires (bi-ailés, *Quercus,* Taxodiacées). Dans ce cas, on peut considérer que le tri opéré par la fossilisation et la préparation est égal pour toutes les formes polliniques et étendre, à l'ensemble des grains, les résultats obtenus sur les seuls pollens identifiés avec certitude. Ce n'est évidemment qu'une approximation, mais comme seules importent, du point de vue quantitatif, les fréquences élevées, cette manière de faire est acceptable puisqu'elle ne s'applique, pratiquement, qu'à des populations supérieures à 30 grains.

Par ailleurs, dans certains complexes homogènes (Cupressacées, Ericacées), l'individualité morphologique des formes polliniques élémentaires est telle qu'elle permet seulement d'affirmer qu'un *taxon* est représenté, sans qu'il soit possible d'avoir une idée de la fréquence de ses représentants. On est alors en possession d'une donnée purement qualitative mais qui peut améliorer les indications du diagramme.

Dans les deux cas, on aboutit à un diagramme qui fait état de données de nature différente, donc non comparables. Pour être paléobotaniquement plus précis, celui-ci s'éloigne quelque peu du concept classique : « *a quantitative expression of the changes which the vegetation cover has undergone during the period of formation of the deposit* » (K. Faegri et J. Iversen, 1950, 67). Ceci m'a conduit à construire deux diagrammes pour chaque série étudiée (p. 532).

Cette conception de la détermination ne m'a guère permis de faire

descendre le pourcentage des sporomorphes indéterminés au-dessous des valeurs moyennes qu'il atteint généralement dans les travaux similaires, ni d'éliminer totalement les unités purement morphographiques. Cependant, il faut noter que les mêmes chiffres n'ont pas la même valeur suivant le niveau taxonomique où ils se situent : la détermination serrée des pollens de Pin laisse 10 % d'inconnus, alors que 2 ou 3 % seulement posent des problèmes au stade de la détermination générique.

La précision des déterminations proposées pourra paraître osée, voire dangereuse, dans un domaine où elles sont « rarement poussées plus loin que le genre » (M. Van Campo, 1959).

En basant toute détermination sur l'observation d'un grand nombre de pollens, en suivant docilement les indications de la morphologie des pollens actuels, en adoptant la plus grande prudence lors de l'interprétation des résultats, j'ai essayé de supprimer, autant que possible, tout danger de conclusion abusive.

Les résultats définitifs ne sont certainement pas à la mesure du surcroît de travail. Beaucoup d'observations se sont avérées inutilisables, beaucoup de résultats fragiles, mais en abordant l'analyse pollinique par un biais nouveau dans le domaine du Tertiaire, quelques conclusions d'une nature nouvelle se dégagent.

Il faut remarquer également que toute détermination de fossile dépend, pour parties égales, du soin apporté à l'étude du matériel et de la somme des connaissances du déterminateur. La précision et la sûreté du résultat sont donc indéfiniment perfectibles sous le second aspect. La nécessité de faire le bilan de l'effort accompli m'oblige ainsi à faire état de résultats naturellement imparfaits. Il ne saurait en être autrement, sans retarder indéfiniment la synthèse qui, en définitive, constitue le but véritable de toute recherche.

A ce sujet, je dois préciser enfin que, dans la phase ultime de détermination, j'ai toujours utilisé les flores des macrorestes, pour faire un *premier* choix des espèces de comparaison actuelles ou fossiles. Les gisements voisins des affleurements analysés sont, en effet, très riches et, le plus souvent, les déterminations proposées sont solidement étayées (G. Depape, 1922; G. de Saporta et A. Marion, 1876; L. Laurent, 1905 et 1911 *a*; G. Depape, 1928; P. Grangeon, 1958). L'étude palynologique, à condition de lui garder toute son indépendance, me paraît toujours gagner à ce rapprochement.

Naturellement, un tel travail de morphologie permet de recueillir des données qui dépassent les exigences de la seule détermination. A travers le pollen on est ainsi tenté de percer les affinités du *taxon* qu'il représente, et de multiples considérations botaniques, affranchies de toute servitude à l'égard de l'analyse pollinique, voient le jour. En particulier, il est souvent instructif de confronter les affinités profondes des *taxa,* telles qu'elles apparaissent à travers la morphologie pollinique, avec leur histoire antérieure ou ultérieure (dans la mesure où elles sont connues) dans la région et ses environs.

Ces considérations constituent les conclusions propres de l'étude floristique que j'ai été ainsi amené à concevoir comme une partie plus ou moins autonome à l'intérieur de l'étude des spores et pollens fossiles.

La deuxième difficulté majeure, interdisant l'application automatique des concepts de l'analyse pollinique quaternaire, tient à la nature des sédiments.

Toujours plus ou moins argileux, ils correspondent à des dépôts littoraux ou lacustres et n'offrent aucune garantie contre la présence de matériel secondaire ou de provenance incertaine.

Les intrusions secondaires qui sont le fait d'apports pédologiques sont indiscernables. Heureusement, on peut les tenir pour négligeables, car ils provoquent un simple vieillissement de chaque niveau, insignifiant à l'échelle du temps sur laquelle se situent les analyses (trois à quatre millénaires séparent deux niveaux distants de 10 cm). Tout au plus, peuvent-ils provoquer un léger aplatissement des courbes polliniques par pollution de niveaux pauvres avec du matériel provenant de niveaux antérieurs plus riches.

Les apports par les sédiments géologiques sont, au contraire, beaucoup plus redoutables. Dans certains niveaux, des spores surtout et quelques pollens en général érodés et mal déterminables, montrent une nette différence à la coloration. Il s'agit certainement de microfossiles repris de sédiments plus anciens et ayant souffert du transport. Bien que leur pourcentage soit toujours faible (atteignant 5 % dans deux ou trois niveaux seulement), j'ai préféré les abstraire complètement. Il reste, évidemment, la possibilité de transport de sporomorphes fossiles à l'intérieur de fragments sédimentaires grossiers, susceptibles d'avoir été protégés de toute érosion au cours de leur mobilisation. Aucun des sédiments mis en œuvre, marnes argileuses ou légèrement sableuses, argiles ligniteuses ou lignites, ne semble contenir des fragments grossiers de sédiments antérieurs agrégés : le risque semble donc extrêmement faible. Notre expérience confirme sur ce point les conclusions de W. Zagwijn (1960, 61) : « *in the Pliocène clays pollen of Miocene of older origin seems to be scarce* ».

Nos sédiments pollinifères proviennent de dépôts lacustres ou de « marécages littoraux temporaires » (G. Denizot, 1952). Dans tous les cas, il faut donc envisager le dépôt de pollens provenant de la totalité des bassins alluviaux correspondants. Ces pollens ne peuvent évidemment être repérés au milieu des autochtones : chaque spectre pollinique est donc susceptible de représenter, très inégalement et d'une façon indéterminable, tous les groupements végétaux de l'ensemble du bassin alluvial (1) du bras de mer, du lac, du marécage qui est à l'origine du dépôt.

(1) Il y a là l'explication de certaines juxtapositions de pollens, effectivement observées au Pliocène (M. Paquereau et M. Schœller, 1959), mais qui méritent, non moins effectivement, d'être publiées avec « circonspection » (M. Van Campo, 1959).

Cette éventualité d'apports lointains, d'origine variée et en quantité inconnue, réduit beaucoup la portée de l'analyse pollinique, quant à l'histoire de la végétation, à un double titre. Il est d'abord impossible de savoir si certaines variations de fréquence, même majeures, correspondent à un événement de l'histoire de la végétation ou à un changement dans l'origine géographique des apports lointains, conséquents à un événement purement physique de portée générale (capture d'un cours d'eau, changement de vent dominant) ou locale (comblement, inondations, par exemple) (1). D'autre part, sur une aire variable en latitude et en altitude — comme l'était, par exemple, l'ensemble des surfaces drainées par les rivières se jetant dans la « ria » rhodanienne de la mer pliocène —, la végétation avait forcément une structure complexe qui nous échappe en grande partie, surtout du fait que nous ignorons le rôle qu'y jouaient nombre d'espèces disparues ou maintenant disjointes. L' « aire de production » (F. Fagerlind, 1952) du pollen que nous analysons était donc hétérogène. Dans ces conditions, il est impossible d'affirmer, par exemple, que telle variation de fréquence pollinique observée correspond à un événement climatique et (ou) biologique de portée générale, car il peut toujours s'agir, en réalité, d'une simple modification de détail dans la proximité relative des divers groupements végétaux par rapport au point où se sont déposés nos fossiles.

De même, cette imprécision concernant la structure de la végétation analysée complique extraordinairement la mise sur pied d'une « somme pollinique » dont il a bien été dit : « *the establishment of a proper pollen sum is one of the most important points in dealing with the vegetational history of a previously unknown region. It is especially important to obtain the correct balance between the pollen of forest trees (AP : arboreal pollen) and that of field vegetation (NAP : non-arboreal pollen)* » (K. Faegri et J. Iversen, 1950). Comment exprimer, en effet, une « balance correcte », faisant la part respective des herbes et des arbres, dans une végétation comportant à la fois, en proportions inconnues, des marécages sublittoraux, une ripisylve, des forêts planitiaires, une végétation montagnarde, voire de haute altitude ?

A ces difficultés, que j'ai éprouvées dès que j'ai voulu coordonner les résultats de mes premières analyses provenant de séries éparses, se sont ajoutées deux difficultés techniques :

a) aucun sondage sur place n'était en mesure de raccorder avec précision les affleurements suffisamment riches pour permettre l'étude botanique serrée qui était mon but ultime;

(1) Afin d'éliminer les accidents très localisés (apports par fossilisation d'un chaton ou d'un cône, par exemple), j'ai procédé, avec un écart horizontal de 1 m pour Mollon et Hauterives et de 15 m pour La Bégude, à une ou deux séries parallèles de prélèvements, sur lesquels des contrôles ont été faits suivant la technique indiquée p. 530. D'une manière générale ces influences accidentelles se sont révélées pratiquement nulles.

b) seul un sondage — forcément profond — en Camargue serait susceptible de fournir une longue série continue, mais celle-ci serait encore d'un secours aléatoire vu les énormes flexures subies, au cours du Pliocène, par la partie basse de sillon rhodanien (G. Denizot, 1952).

⁂

Expérience faite de tous ces achoppements, je me suis demandé, à un certain point de mon travail si, dans les conditions où j'étais placé et dans l'optique paléobiologique, l'analyse pollinique apportait à la simple étude morphologique des formes polliniques un complément d'information justifiant l'énorme labeur supplémentaire qu'elle représente (1). Afin de pouvoir répondre à cette question, j'ai été conduit à comparer les deux aspects de mes recherches, et, pour le faire valablement, je les ai placés sur un pied d'égalité.

La détermination des pollens, telle que je l'ai conçue et que je l'exposerai plus loin (cf. p. 517 et suivantes), m'a fourni le matériel d'une étude qui, bien que ne concernant qu'un organe isolé, constitue une approche botanique serrée de la végétation en question.

Pour la mise en œuvre des diagrammes, j'ai été conduit à adopter une « somme pollinique » très peu élaborée, et à disjoindre, autant que possible, les courbes de tous les *taxa* suffisamment caractérisés. Cette manière de faire semble interdire toute considération paléosociologique et paléoécologique. Cependant, elle présente deux avantages :

— par un cloisonnement strict, elle permet d'isoler les erreurs de détermination, donc de dominer leurs conséquences;

— dans le cadre de l'analyse des concomitances entre les variations de fréquence de tel ou tel élément et les variations d'ensemble du spectre, elle conduit à des précisions sur l'histoire de la végétation et du milieu général, ainsi que sur l'histoire et le comportement paléobiologique de quelques-uns des végétaux en cause.

Cette analyse continue, qualitative et quantitative, m'a suggéré une démarche plus ambitieuse : essayer de suivre les phases de la différenciation de certains *taxa* dûment choisis (*Abies, Tsuga*, certains *Pinus*, certains *Quercus, Liquidambar, Fagus*) par l'étude comparée verticale de la morphologie de leur pollen. Certes, il n'existe pas de parallélisme absolu entre la marche des phénomènes génétiques et évolutifs au cours de la vie d'un *taxon* et les modifications subies par tel ou tel organe (G. L. Stebbins, 1949 *a* et 1949 *b*; R. Chaney, 1949; E. Mayr, 1949). Cependant, le pollen est intimement lié au processus de la reproduction sexuelle, et on connaît de nombreuses corrélations entre ressemblance palynologique et parenté taxonomique, cytologique et génétique (en

(1) Il ne s'agit nullement ici de mettre en question les possibilités très réelles, sur le plan de la chronostratigraphie, de l'analyse par petits groupes morphologiques homogènes, telle que la pratiquent, pour leurs besoins, les géologues.

particulier, G. Erdtman, 1960). Sans me dissimuler la fragilité de ces conclusions et dans l'esprit des paroles placées en exergue à cette introduction, je me suis attaché à cette tentative, surtout pour l'intérêt théorique qu'elle revêt. Spores et pollens sont les seuls, parmi les fossiles végétaux, à se trouver en nombre suffisant, d'une manière continue sur d'assez longues séquences stratigraphiques, pour constituer un enregistrement valable et permanent de la phylogénie à l'échelle des catégories taxonomiques inférieures. En tentant d'utiliser ce caractère exceptionnel, j'ai espéré, malgré l'imperfection et les limites de cet essai, ouvrir à la palynologie une voie qui est déjà familière au paléontologiste. Bien que modestes, les résultats immédiats sont encourageants sur deux points :

1° Cette morphologie comparée verticale permet de constater que certains pollens, apparemment identiques dans des niveaux assez distants, représentent en fait des *taxa* différents, dont on peut penser, eu égard à l'ensemble des autres données, qu'ils étaient taxonomiquement et biologiquement assez différents.

2° Des relations peuvent s'esquisser entre les données de l'analyse pollinique et des phénomènes plus purement biologiques (polytypisme, spécialisation écologique, nature hybride de certains *taxa*).

⁂

Ces différentes conceptions d'une exploitation aussi complète que possible des spores et pollens fossiles impliquent un grand nombre d'observations, très détaillées et continues. D'autre part, nous l'avons vu, il y a toujours intérêt à restreindre, autant que possible, le jeu des paramètres qu'introduisent les distances dans le temps et l'espace.

Afin de pouvoir dresser, *dans le cadre d'une étude personnelle*, une mise au point synthétique homogène de l'effort méthodologique qui constitue la part vive de ce travail, j'en ai restreint la matière à trois gisements géographiques voisins et stratigraphiquement bien connus.

De ce fait, l'exposé paléofloristique se trouve enfermé dans des limites d'espace et de temps trop étroites pour une véritable étude exhaustive des formes rencontrées (1). De plus, les conclusions paléoécologiques seront de portée plus restreinte. Mais, par contre, quelques conclusions méthodologiques et paléobiologiques nouvelles et de portée générale, pourront mieux se dégager.

Sur la voie ainsi ouverte, en fonction des données acquises et grâce à la mise en œuvre de moyens plus larges, tout le matériel initial fera l'objet d'un travail ultérieur qui complétera ce qui est aujourd'hui présenté.

(1) Une telle étude devrait revêtir la forme d'un catalogue qui gagnerait certainement à être publié sur fiches. De plus, il devrait comporter une illustration très complète dépassant, de beaucoup, les moyens techniques et photographiques dont je dispose. En tout état de cause, un tel catalogue devrait couvrir tout le Néogène du Sud-Ouest de l'Europe (France et Péninsule Ibérique).

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES ET MÉTHODES

I. — TECHNIQUES

Afin d'obtenir des séries fossilifères aussi continues que possible, j'ai essayé d'adapter aux sédiments des séries choisies toutes les ressources des techniques d'enrichissement (1). Cependant, depuis une décade environ, la palynologie a été mise au service de la recherche industrielle; d'incessants efforts visent à rendre les techniques d'analyse plus efficaces et plus simples. Les progrès en ce domaine sont donc rapides et continus. La présente recherche arrêtée, pour ce qui est du travail de laboratoire, depuis près de deux ans, ne peut donc prétendre apporter du neuf à cet égard. Faisant référence à la synthèse de C. Sittler (1955) et au récent manuel des techniques palynologiques (C. A. Brown, 1960), je crois suffisant de résumer le schéma général du traitement physico-chimique et ses points originaux.

1° Schéma général.

1° Broyage léger et élimination des fragments dont le diamètre excède un millimètre.

2° Attaque avec ClH à 25 % environ, sous agitation, jusqu'à disparition de toute réaction à une augmentation de la concentration (4 à 12 heures). Lavage.

3° Attaque avec FH à 70-80 %, sous agitation si nécessaire *(cf. infra)* et léger chauffage; fin de l'attaque dans les mêmes conditions que précédemment, avec chauffage plus intense 20 minutes après la reconcentration d'essai et avant la centrifugation (12 à 48 heures).

4° Lavage à l'acide chlorhydrique dilué (5 %) chaud (G. Assarson et E. Granlund, 1924), puis plusieurs fois à l'eau distillée chaude.

5° Oxydation par le mélange de Schulze : le culot est d'abord dispersé dans 70 cm³ d'une solution de chlorate de potasse à 2 %; on ajoute ensuite 30 cm³ d'acide nitrique. Afin d'opérer une oxydation aussi poussée que possible des matières humiques, sans porter atteinte aux fragments bituminiques (spores et pollens), tout contact avec l'acide nitrique est évité au matériel à analyser en l'absence de

(1) Les opérations d'enrichissement ont été choisies après essai de toutes celles connues lors de l'élaboration de ce travail. Dans certains cas, d'autres techniques ou agents chimiques auraient pu être supérieurs. J'ai préféré une méthode simple et constante, satisfaisante sinon parfaite : les résultats ainsi obtenus sont plus comparables.

fournisseur d'halogène (ClO_3K) et, de plus, dans le cas des sédiments dont le contenu sporopollinique s'est montré fragile au cours d'une première analyse, la quantité de liquide est doublée toutes les heures par addition d'eau. Moyennant un chauffage modéré (70°), cette opération dure 4 heures seulement.

6° Dissolution des humates dans 100 cm^3 d'une solution normale de soude. Au bout d'une heure, un prélèvement d'essai est examiné et la durée de l'opération (de 1 à 3 heures) est déterminée par l'abondance des matières humiques figurées restantes. Si, au bout de 3 heures, celles-ci sont encore importantes, il faut recommencer un certain temps d'oxydation en mélange de Schulze. Nombreux lavages jusqu'à éclaircissement.

7° Eventuellement, élimination des grains siliceux restants, par flottation dans un mélange alcool-bromoforme (après déshydratation) ou dans une solution de chlorure de zinc de densité voisine de 1,8. Dans les deux cas, la centrifugation est réalisée à très faible vitesse (J. W. Funkhouser et W. R. Evitt, 1959).

8° Acétolyse classique après examen d'une préparation de contrôle permettant de vérifier que le matériel fossile est en bon état de conservation et qu'aucune pollution n'a eu lieu (1).

2° *Remarques.*

1° Tous mes prélèvements ont été faits en affleurement, après rafraîchissement sur 10 cm au moins. Au début (Mollon, Hauterives en partie), je me suis contenté de prélever, tous les 10 cm, une masse à peu près cubique de 125 cm^3 environ. Dans cette masse, le cœur, prélevé immédiatement avant l'analyse, fournissait le matériel fossile qui représentait la composition moyenne d'une épaisseur de 3 cm environ. Par la suite (Hauterives), les prélèvements ont été faits avec des tubes d'acier affutés (18 mm de diamètre intérieur, 12 cm de longueur utile) qui étaient enfoncés, suivant l'inclinaison des couches, tous les 10 cm. Chaque tube, bouché aux extrémités, est conservé en sac nylon. Dans le dernier gisement (La Bégude), en dehors des niveaux à bois, les sédiments meubles ont fait l'objet d'un prélèvement continu. Celui-ci est réalisé avec le dispositif schématisé dans la figure 1. La « carotte », ainsi obtenue par enfoncement au marteau du rail (2) dans le front d'affleurement ravivé, est glissée dans un long sac de nylon sur lequel figurent toutes les indications de niveau. Au moment de l'analyse, les 20 g nécessaires sont prélevés sous forme d'une tranche d'environ 1 cm d'épaisseur, après rafraîchissement de la face de découpe de manière à éviter toute pollution, du fait des outils toujours malpropres sur le terrain, entre les niveaux superposés.

2° Ne disposant pas d'une presse, et eu égard aux dangers pour les pollens du *broyage* par percussion, en particulier pour ceux de grande taille (C. Sittler, 1955), je me suis contenté de broyer les sédiments compacts au mortier de fonte, jusqu'à obtenir un mélange de poudre et de grains grossiers (0,5 à 1 mm de diamètre). Les sédiments facilement délitables sont attaqués sans préparation. Afin de les disperser dans les liquides d'attaque et, surtout dans le premier cas, de réaliser une attaque régulière et accélérée des grains grossiers, sans endommager les pollens précocement isolés, j'ai mis au point un dispositif constitué par quatre agitateurs

(1) Les grains frais ou récents ont en effet un aspect très différent de celui des grains fossiles avant l'acétolyse, quel que soit le traitement subi par les uns et les autres.

(2) Un rectangle de « plastique » est glissé dans le rail, en gouttière, avant chaque prélèvement : ainsi, il n'y a aucune possibilité de pollution entre niveaux superposés sur les faces latérales et la face externe de la « carotte ».

magnétiques chauffants (1). La vitesse de rotation est faible (90 tours par minute) : les particules fines et légères — donc, les microfossiles organiques — sont simplement maintenues en suspension, tandis que les plus grosses et les plus lourdes sont constamment brassées et subissent une érosion douce et régulière sur le fond du récipient. La température de chauffe, réglée par thermostat, ne peut dépasser 70° et une protection est assurée contre les vapeurs corrosives (les quatre agitateurs sont enfermés dans un coffre dont les montants de tôle sont recouverts de vernis spéciaux, tandis que le dessus est constitué par une toile de verre enduite de Téflon) ; l'appareil peut être utilisé sous hotte et permet l'usage de récipients en plastique. Les attaques chlorydrique et fluorhydrique ainsi que le traitement par

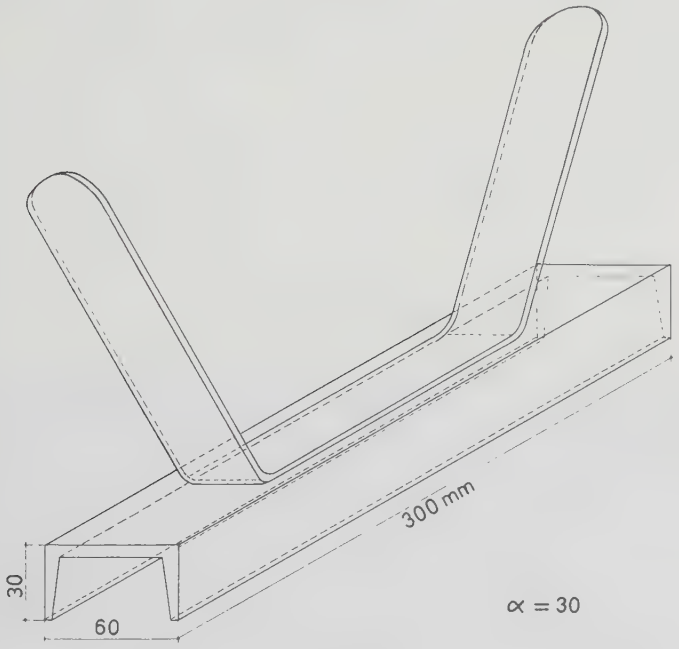


Fig. 1. — Appareil pour prélèvements continus sur affleurement en pente.

le mélange de Schulze, au moins au début et dans le cas des lignites, ont été conduits avec cet appareil. Lorsque les particules sont apparemment toutes de même taille, l'agitation doit être arrêtée. Le chauffage léger, qui abrège le temps d'intervention des agents chimiques, ne s'est avéré dangereux que pour les pollens les plus fragiles lors du traitement par le mélange de Schulze. Hormis ce cas, rarissime, j'ai toujours gagné à l'utiliser.

3° Parallèlement à la centrifugation, je fais un large usage de la simple *décantation avec siphonage,* en particulier lorsque la quantité de liquide est importante ou lorsqu'il contient des éléments indésirables plus fins et plus légers que le matériel sporopollinique. En effet, on peut se trouver en fin de traitement par le mélange de Schulze *(cf. infra),* en présence d'un litre de liquide qu'il est fastidieux de centrifuger, même avec des pots de 250 cm^3. D'autre part, il est difficile d'éliminer les très fines particules argileuses, colloïdales ou sub-colloïdales, au moyen de la centrifugation : la détermination empirique du temps et de la

(1) Du fait de l'utilisation fréquente de la centrifugeuse, on gagne beaucoup de temps à traiter 4 prélèvements à la fois.

vitesse de rotation convenables — détermination qui doit être répétée pour chaque sédiment — est, en effet, extrêmement délicate au cours d'une opération aussi rapide. Au contraire, il est facile de faire des prélèvements échelonnés, toutes les cinq minutes par exemple, au cours d'une décantation naturelle dont l'optimum de durée se situe entre une et deux heures. Les avantages du siphonage ont été reconnus par les palynologues de l'industrie, même si, pour des raisons de rentabilité, ils ont renoncé à en supprimer les inconvénients (B. de Jekowsky, 1959).

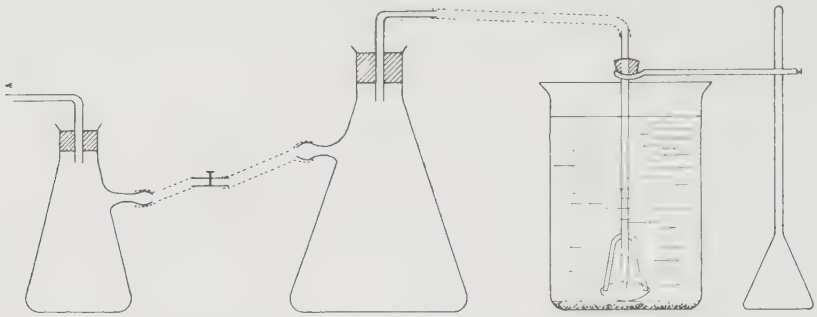


Fig. 2. — Schéma du montage permettant de réaliser le siphonage du liquide jusqu'au contact du dépôt.

En effet, si l'on veut décanter le maximum de liquide, on risque toujours d'éliminer une certaine quantité de microfossiles. Pour obvier à cet inconvénient, je réalise tous les siphonages avec une pipette munie d'un disque horizontal (fig. 2) : même si l'on descend le disque presque au contact du dépôt, l'appel de liquide ayant lieu selon un plan horizontal, aucun sporomorphe ne risque d'être siphonné.

4° Lors des décantations qui suivent chaque centrifugation, il faut arrêter l'opération, même si elle est conduite délicatement, avant épuisement du liquide, lorsqu'on voit la partie superficielle du culot, pouvant contenir des sporomorphes, se remettre en suspension. Lors des décantations de la potasse et des eaux des lavages qui suivent immédiatement, l'opacité du liquide oblige, si l'on ne veut perdre aucun matériel, à conserver une marge de sécurité qui entraîne trois ou quatre centrifugations supplémentaires dans le cas de sédiments très riches en matière organique. Au contraire, l'utilisation d'un microfiltre à verre fritté (fig. 3) permet de récupérer, par lavage du disque de papier filtre sous un mince jet d'eau, dans une quantité d'eau pouvant être centrifugée en une seule fois, les microfossiles qui risqueraient d'être perdus au cours de trois ou quatre décantations.

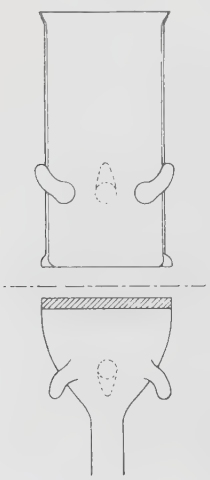


Fig. 3. — Système de filtration sur verre fritté : le disque de papier filtre posé, les deux parties sont maintenues solidaires par des bracelets de caoutchouc.

5° Toutes les opérations sont conduites avec le souci constant d'*éviter les pollutions* par les pollens atmosphériques ou entre niveaux superposés. A cet effet, les précautions suivantes sont prises :

— contrôle permanent du contenu sporopollinique de l'atmosphère du laboratoire : une lame enduite de glycérine gélatinée, exposée au centre du laboratoire,

est relevée périodiquement (une fois par semaine, en principe, plus souvent en période d'intense pollinisation);

— les récipients (béchers en plastique ou creusets en acier inoxydable), numérotés de façon indélébile, sont protégés en permanence par des couvercles portant le numéro correspondant;

— les agitateurs, en acier inoxydable, reposent sur des portoirs susceptibles d'être nettoyés à la flamme et sont toujours à l'abri de l'air libre; ils sont également numérotés;

— le matériel en acier est flambé après chaque analyse, tandis que le matériel en plastique séjourne 8 jours au moins dans la liqueur des savonniers.

6° Le *montage* est réalisé après homogénéisation du culot ultime mélangé à une quantité bien déterminée de glycérine colorée (1) (2 à 5 fois son volume suivant la richesse en microfossiles). Le mélange restant après trois montages est conservé en pilulier.

Les préparations sont lutées au « Glyceel » (Gurr, Londres), qui possède sur les luts le plus souvent préconisés l'avantage, considérable pour l'observation à l'objectif à immersion, d'être insoluble dans le xylol. De plus, ce produit demeure élastique à la dessiccation : il absorbe bien les pressions que l'on exerce sur la lamelle pour faire tourner spores et pollens dans le milieu de montage.

II. — MÉTHODES

Les conceptions exposées dans l'introduction m'ont conduit à mettre en œuvre trois ensembles de méthodes de travail permettant :

1° d'étudier aussi complètement que possible la morphologie des pollens sur un grand nombre de grains;

2° de réaliser des spectres et de les transcrire sous une forme diagrammatique propre à traduire le maximum d'informations taxonomiques;

3° de comparer en détail des grains apparemment semblables provenant de niveaux superposés.

1° Les méthodes d'étude morphologique et de détermination des spores et pollens.

Sur une préparation prise au hasard on vérifie, par une exploration de deux bandes perpendiculaires, que les sporomorphes n'ont pas subi, en fonction de leur diamètre, une mise en place préférentielle le long des bords de la lamelle au moment de la pose de celle-ci (G. Erdtman, 1943, 36).

La lame est ensuite explorée méthodiquement. Chaque pollen rencontré fait l'objet d'une étude détaillée exigée par la mise en œuvre d'une fiche sur laquelle chaque caractère est représenté par une case

(1) C'est seulement dans la mesure où la proportion « volume du culot/volume du milieu de montage » est constante, que l'on peut comparer la « fréquence pollinique absolue » de deux ou plusieurs niveaux.

marginale qui est barrée lorsque le caractère est présent (fig. 4). Les indications concernant le gisement, le niveau, la préparation et le repérage sur la lame permettent de retrouver le grain, aux fins d'observations complémentaires ou de comparaisons. Ces fiches permettent une comparaison visuelle rapide des fossiles correspondants, sur la base de la simple présence-absence d'un grand nombre de caractères non hiérarchisés. Un ou plusieurs schémas, ainsi que des photos référenciées sur la fiche, permettent de préciser les caractères qualitatifs.

Chaque nouvelle forme pollinique reçoit un numéro suivant l'ordre chronologique de la découverte du type sur la lame.

Lorsqu'un grain paraît ressembler beaucoup à un grain précédemment observé, on le confronte avec la fiche de ce dernier. S'il n'en diffère que par des variations *mineures* d'un petit nombre de caractères, on admet qu'il est pratiquement identique. Dans ce cas, les détails différentiels figurent seuls, avec les indications de repérage (et le numéro de la préparation s'il y a lieu), sur la fiche du premier exemplaire. Si les différences, mêmes mineures, sont nombreuses, ou si un caractère est nettement différent, une nouvelle fiche est remplie, mais le nouveau « type » est référencié par rapport à celui auquel il ressemble.

Pour les formes polliniques bien représentées et dont l'identification ne pose aucun problème particulier, cinq grains seulement sont comptés, cependant qu'un grain sur cinq fait l'objet d'une nouvelle observation détaillée, afin d'éviter toute assimilation abusive. Lorsque les grains sont peu nombreux, ou que la forme pollinique pose un problème quelconque, tous les grains sont dûment repérés. Si besoin est, les pollens identiques sont recherchés hors des limites du spectre (p. 529).

Au cours de cette analyse morphologique aucune importance n'est accordée à la dénomination des formes qui constitue la deuxième phase du travail.

Souvent, malgré tout, des caractères très particuliers permettent une identification immédiate qui est généralement assez compréhensive (*Alnus, Quercus,* Ulmacées, etc.). Si aucune identité ne s'impose, une première détermination est tentée avec l'aide des clefs (R. Wodehouse, 1935; K. Faegri et J. Iversen, 1950) et des données disponibles dans les ouvrages classiques (R. Wodehouse, 1935; G. Erdtman, 1943, 1952 et 1957; K. Faegri et J. Iversen, 1950; W. F. Harris, 1955; H. A. Hyde et F. K. Adams, 1958; etc.) ou par éliminations successives, faisant intervenir les caractères polliniques majeurs bien hiérarchisés (type *sensu* Faegri et Iversen, et forme du pollen; type d'ornementation; structure de l'exine, dimensions, etc.) des divers *taxa* signalés dans les flores grossièrement contemporaines et ceux qui font partie de la collection de comparaison. Cette première détermination, très empirique, ne fournit souvent qu'une idée vague.

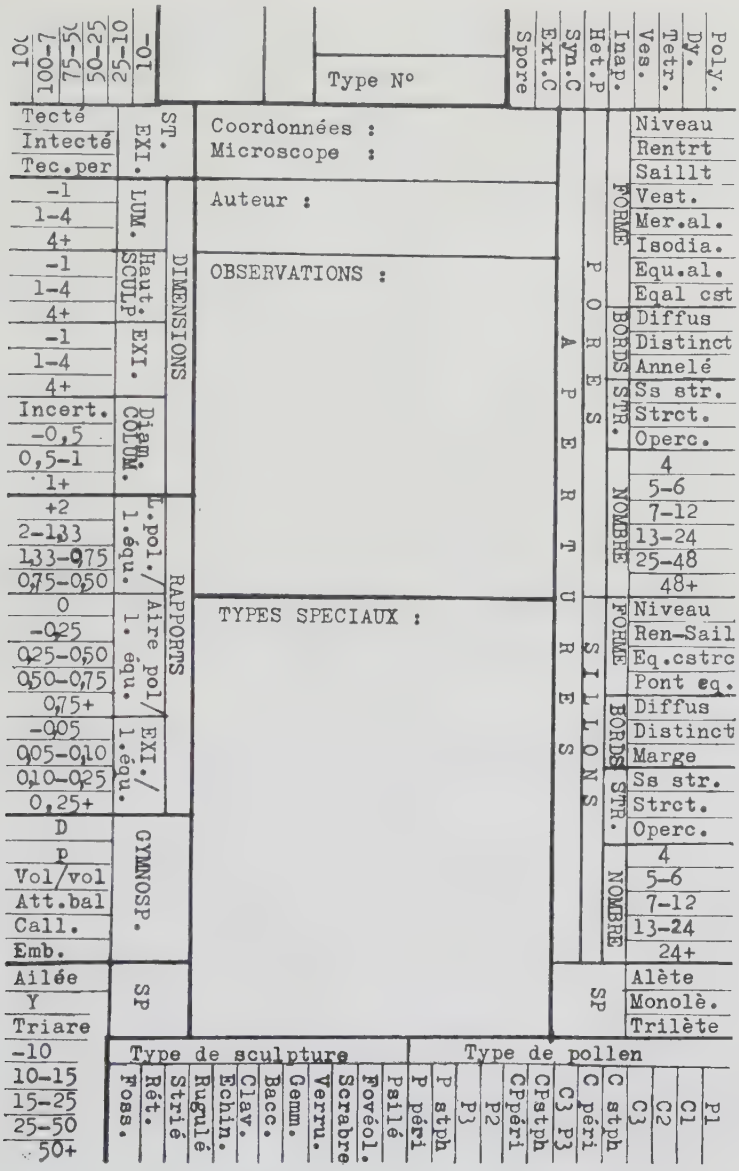


Fig. 4. — Fiche à cases marginales utilisée pour la description des types polliniques. Les cases centrales supérieures contiennent la mention du gisement et du niveau, de la préparation, du numéro du type et, enfin, le cas échéant, son identité. Chaque case marginale correspondant à un caractère observé est entièrement barrée d'un trait épais de couleur. La rubrique « Observations » permet de noter les mensurations ainsi que, s'il y a lieu, les variations mineures observées par rapport au premier gain rencontré. La rubrique « Types spéciaux » contient les précisions nécessaires à la description des pollens correspondant à ces types dont la liste est figurée par les cases situées en haut à droite de la fiche (chaque donnée concernant les pollens bi-ailés ou les spores est répertoriée sur la case marginale correspondante). Pour tous les types normaux, les caractères retenus sont ceux déjà utilisés par K. Faegri et J. Iversen (1950, fig. 16, p. 150) dans leur fiche descriptive à perforations marginales.

Si l'on pousse la détermination plus avant, deux cas sont possibles :

a) Lorsque la forme pollinique est homogène, une comparaison, basée sur l'ensemble des caractères, synthèse de toutes les variations observées, est faite avec les différents *taxa* d'ordre inférieur (genres ou espèces) existant en collection de référence ou figurés dans la littérature. Elle aboutit, soit à constater une identité plus ou moins parfaite avec un seul *taxon* actuel ou un petit groupe de *taxa* actuels affines, soit, beaucoup plus rarement, à découvrir qu'il s'agit d'un *taxon* sans équivalent dans le monde actuel, mais déjà plus ou moins connu par des formes polliniques identiques et de même âge ou par des macrorestes dont les affinités systématiques sont parallèles à celles indiquées par les caractères polliniques.

b) Le plus souvent, il s'agit de déterminer l'identité d'un ensemble hétérogène de grains dans lequel même le nombre de formes polliniques élémentaires n'apparaît pas. En effet, pour chacun des *taxa* actuels faisant partie du groupe auquel correspond l'ensemble de ces dernières, plusieurs caractères polliniques sont variables et se chevauchent, tandis que chaque caractère pris isolément est commun à un groupe de *taxa* sans être particulier à aucun. Ces chevauchements et ces variations interdisent la détermination de chaque grain isolé et, fait plus grave, rendent difficile la description complète et synthétique du pollen de chaque forme pollinique élémentaire supposée.

Toutes ces difficultés sont réduites, autant que possible, si on procède, après analyse détaillée des caractères de chaque grain, de la façon suivante :

1° les grains sont groupés de telle manière que se trouvent réunis ceux qui ont plus d'affinités entre eux qu'avec aucun autre;

2° la détermination est basée sur la seule description synthétique théorique de l'ensemble des grains de chaque groupe.

Le problème consiste donc essentiellement à comparer les grains sur un ENSEMBLE DE CARACTÈRES et non sur les caractères pris deux à deux. Parmi les méthodes susceptibles de permettre cette opération, j'ai retenu la méthode dite des *diagrammes de dispersion symbolique*, mise au point et pratiquée par les botanistes généticiens préoccupés d'analyse de populations végétales (E. ANDERSON, 1946 et 1949; G. L. STEBBINS, 1949 *a*).

Elle consiste à placer chaque individu, représenté par un symbole (ou idéographe), sur un diagramme, dans lequel abscisses et ordonnées correspondent à une mensuration. Le symbole de chaque individu est construit en attribuant à chaque aspect particulier de chaque caractère pris en compte, une représentation conventionnelle.

Sur le diagramme, il s'agit de tracer, par tâtonnements successifs, les limites des « groupes » réunissant, dans le moindre espace possible, les idéographes voisins. Les aires de dispersion des symboles de deux ou plusieurs groupes peuvent se superposer plus ou moins complètement. Certains des idéographes peuvent être isolés au sein d'un ou

plusieurs groupes différents et d'autres peuvent présenter le même nombre de ressemblances avec deux ou plusieurs groupes (le contour de ces derniers n'en est pas alors affecté).

En l'absence de moyen mécanique, techniquement plus complexe (fiches perforées dont l'élaboration est un peu plus longue, mais le tri plus rapide et objectif), c'est un moyen de procéder, aussi objectivement que possible à l'indispensable tri du matériel, préalable à tout travail de description et de détermination (1).

Il est bien évident que le point délicat réside dans le choix des deux caractères dont les mensurations sont utilisées pour placer les idéographes.

D'une part, ces deux caractères jouissent d'une prééminence sur les autres, alors qu'il serait préférable de n'établir aucune hiérarchie; il faut noter, en particulier, que les autres caractères quantitatifs ne peuvent être exprimés que d'une façon discontinue par l'intermédiaire de classes de valeurs toujours artificielles. Quel que soit le choix arrêté, il est donc nécessaire de se garder d'accorder une importance déterminante à la répartition des idéographes, de façon à compenser un peu cette inégalité.

D'autre part, il faut choisir des dimensions significatives, c'est-à-dire telles que leurs variations soient liées aux coupures taxonomiques à l'intérieur du groupe étudié. Une connaissance préalable approfondie des représentants actuels de celui-ci est donc indispensable.

J'ai déjà publié une première note concernant l'utilisation des diagrammes de dispersion symbolique (A. Pons, 1956) pour l'étude des pollens bi-ailés de Gymnospermes, dont seul le genre est généralement précisé. Comme il s'agit de l'exemple le plus complexe et le plus important, il est nécessaire d'en présenter ici les modalités définitives, telles qu'elles m'ont été imposées par une plus longue pratique. L'exposé des résultats de cette méthode, dans la partie descriptive de ce travail, en sera facilité d'autant, pour les Pinacées et Podocarpacées comme pour les Ulmacées et Taxodiacées pour lesquelles elle a été d'un bon secours.

Le choix des mensurations et des caractères chez les pollens bi-ailés de Gymnospermes m'a été naturellement suggéré par les conclusions de la Thèse de M^me^ M. Van Campo (1950). Avec cet auteur, je me suis arrêté, pour les mensurations, d'une part « au segment qui joint le centre B de la courbe dessinée par le ballonnet en coupe optique au centre A de la courbe limitée sur le corps du grain par le ballonnet »

(1) Plusieurs autres méthodes permettant une comparaison directe et globale de plusieurs caractères, aussi bien quantitatifs que qualitatifs, ont été proposées. Mais, qu'il s'agisse des « lignes de forme » (de Heincke : J. Jentys-Szaferova, 1949 et 1959) ou des lignes de « variations maximales » (de Morrisson : *Ibid.*), il faut toujours disposer d'une base de comparaison. Ces méthodes, surtout la première, peuvent rendre de grands services lorsque la détermination consiste en un choix entre 2 ou 3 *taxa*, ou encore pour étudier la variation des formes dans le temps (p. 533). Elles sont cependant fondamentalement inadéquates pour résoudre notre problème de base puisque, précisément, il s'agit uniquement de comparer des grains entre eux.

(*l. c.*, 36 et tabl. III, fig. 5) et, d'autre part, « au grand axe de l'ellipsoïde limité par l'endexine » du corps du grain (*l. c.*, 67 et tabl. XII, fig. 5). Ces dimensions, qui seront appelées « profondeur du ballonnet » (1)

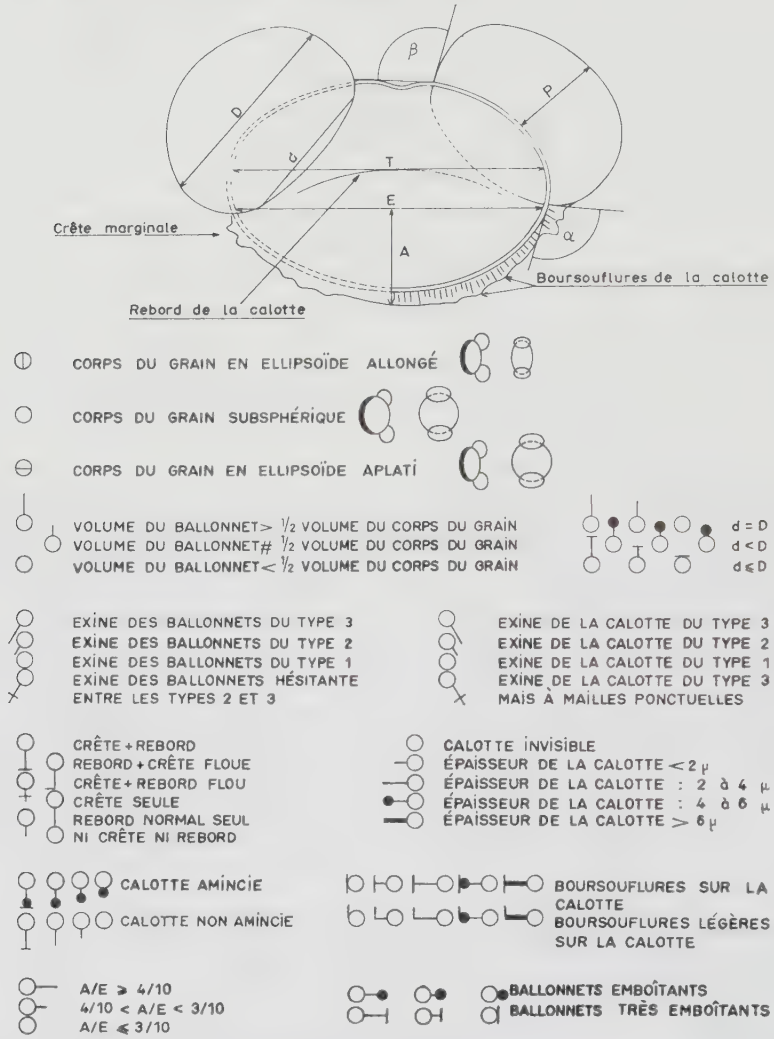


Fig. 5. — Représentation symbolique des caractères analysés chez les grains bi-ailés pour la construction des diagrammes de dispersion symbolique (cf. p. 526 et 527).

et « diamètre du corps du grain » (tabl. I, II et III : P et T); semblent d'ailleurs être prises en considération par G. Erdtman d'après les illustrations (1957) du tome II, à paraître, de son ouvrage *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*.

(1) Cette dimension a été aussi appelée « épaisseur du ballonnet » (M. Van Campo) ou « dépassement du ballonnet en vue de profil » (B. Aytug, 1960).

Les idéographes ont été construits d'après les variations des caractères suivants (fig. 5) :

1° *La forme générale du corps du grain.* Comme l'a précisé Mme Van Campo (*l. c.*, 38), « si le corps du pollen dessine un cercle lorsque le grain est examiné, en coupe optique, de profil et en vue distale, on conclura qu'il est subsphérique; s'il se présente suivant un cercle en vue distale et suivant une ellipse en vue de profil, on conclura que le corps du grain a la forme d'un ellipsoïde aplati; enfin, s'il se présente suivant une ellipse vue de profil et en vue distale, on dira qu'il a la forme d'un ellipsoïde allongé » (1).

Avec cet auteur, « il n'est pas tenu compte des vues en bout, celles-ci étant presque toujours déformées par l'écrasement des grains » *(Ibid.)*.

2° *Le rapport Volume du ballonnet/Volume du corps du grain :* le plus souvent seules les surfaces apparentes du corps du grain et du ballonnet, en vue de profil, sont comparées; dans les cas litigieux cette comparaison est complétée par celle de la longueur du corps et du ballonnet en vue distale.

3° *Le mode d'attache des ballonnets.* Deux cas sont distingués :

a) Le ballonnet est attaché par sa plus grande section (fig. 5 : $d = D$) : il est hémisphérique et se distingue mal du corps du grain, dont le pourtour complet forme une seule ligne elliptique.

b) Le ballonnet est plus ou moins rétréci à sa surface d'attache (fig. 5 : $d<D$) : il est plus qu'hémisphérique et nettement distinct du corps du grain dont le pourtour est défini par trois cercles qui se chevauchent.

Ces deux modes d'attache des ballonnets correspondent respectivement aux « types *haploxylon* et *silvestris* » décrits depuis longtemps dans le genre *Pinus* (K. Rudolph, 1935, p. 252) (2).

4° *Les différents types de structures de l'exine des ballonnets.* Les trois types ont été décrits par Mme Van Campo (*l. c.*, p. 37-38) :

— type 1 : « en surface » les éléments de mésexine sont « disposés dans des sens variables dans l'épaisseur de l'ectomésexine et plus ou moins anastomosés »;

— type 2 : « ils peuvent former un réseau irrégulier à la surface du ballonnet »;

— type 3 : « ces ballonnets s'anastomosent parfaitement entre eux et le grain est couvert d'un réseau régulier ».

(1) Une quatrième possibilité théorique (corps du grain ayant un profil circulaire en vue latérale et un profil ellipsoïdal en vue distale) correspondrait à des « grains à corps ellipsoïde aplati latéralement »; les « grains en ellipsoïde aplati » étant, en fait, aplatis antéro-postérieurement. En réalité, cette forme ne se trouve jamais exactement réalisée et seuls s'en approchent quelques grains particulièrement turgescents à corps en ellipsoïde allongé.

(2) Les deux types décrits par Rudolph sont unanimement acceptés en analyse pollinique du Tertiaire. Pour cette raison ils ont été utilisés dans la description des *Pinus* observés au cours de ce travail bien que ne correspondant pas du tout aux sous-genres *Haploxylon* Koehne et *Diploxylon* Koehne (p. 567). En fait, je les ai considérés simplement comme des types morphographiques, justifiés surtout par le fait que le caractère sur lequel ils sont fondés est remarquablement constant parmi les pollens de chaque espèce.

5° *L'exine de la calotte* peut, de même, présenter superficiellement une ornementation plus ou moins anarchique (type 1), un réseau à mailles fines plus ou moins ouvertes (type 2) ou fermées (type 3) (1).

6° *La présence ou l'absence de crête marginale à la racine proximale des ballonnets*, la présence ou l'absence de limite visible, de *rebord*, de la calotte sur les faces latérales du grain.

7° *L'épaisseur de la calotte à son centre.*

8° *La présence ou l'absence d'un amincissement central de la calotte en vue de profil.*

9° *La présence ou l'absence de boursouflures sur la calotte.*

10° *La position des ballonnets sur le corps du grain,* dont M^me^ Van Campo a démontré l'importance (*l. c.*, 37 et 52, tabl. III, fig. 6). Cette position est définie par rapport au centre de la calotte; elle est exprimée par la valeur E/A (fig. 5). Cette donnée exprime directement l'importance relative de la surface de la calotte par rapport à la surface totale du grain. Les valeurs critiques choisies sont celles qui constituent les seuils séparant les grands genres actuels de Gymnospermes à pollen ailé.

11° *La forme plus ou moins emboîtante du ballonnet par rapport au corps du grain.* Un ballonnet sera dit très emboîtant pour les angles α et β supérieurs à 135°, non emboîtant pour les angles voisins de 90°.

Afin que les diagrammes puissent fournir des éléments utilisables lors de l'élaboration des spectres, les grains bi-ailés sont étudiés suivant l'ordre dans lequel ils se présentent, lors de l'exploration de la lame. Au cours de cette opération, les observations nécessaires sont donc relevées, au fur et à mesure, directement, sous forme de signes conventionnels, dans un tableau à colonnes.

Le nombre des grains ne permettant pas les observations nécessaires soit à cause de leur mauvaise conservation, soit à cause d'une présentation en bout, est noté.

Deux questions se posent au sujet de la valeur pratique de la méthode :

— quel nombre de grains est-il nécessaire et suffisant d'étudier ?

— dans quelle mesure les résultats obtenus sont-ils reproductibles ?

Même si on veut dégager de ce travail des données statistiques valables quant à la proportion des divers *taxa* en présence, on peut penser que, théoriquement, 50 grains sont suffisants car, de l'avis général, un échantillonnage de 30 individus au moins et 60 au plus suffit pour obtenir une image valable d'une population (M. Guinochet, 1955). Cependant, cette population est ici particulièrement diverse et ce point de vue théorique doit être confirmé expérimentalement.

Pour ce faire, et pour vérifier le caractère objectif et la reproductibilité des résultats, j'ai réalisé plusieurs fois deux diagrammes, sur

(1) Quelquefois les lumières du réticule sont punctiformes et il est alors malaisé de déterminer si les points sont coalescents ou non, c'est-à-dire si les mailles sont ouvertes ou fermées.

deux secteurs indépendants d'une même préparation, les observations étant séparées par un long intervalle de temps et achevées préalablement à tout essai de figuration de synthèse.

Le tableau I se dégage, par exemple, quant aux résultats purement quantitatifs, des deux diagrammes concernant le niveau 43 de La Bégude (fig. 6 et 7).

Les différences relevées dans ce tableau ont une double origine : pour une part, elles tiennent au caractère aléatoire de l'opération qui consiste à déterminer les paramètres théoriques d'un ensemble à partir

TABLEAU I. — ***Pourcentages des groupes représentés dans les diagrammes des figures 6 et 7.***

NUMÉRO DES GROUPES	% SUR LE DIAGRAMME DE LA FIGURE 6	% SUR LE DIAGRAMME DE LA FIGURE 7	% SUR L'ENSEMBLE DES 2 DIAGRAMMES
1	2	4	3
2	2	2	2
3	6	10	8
4	6	4	5
5	8	4	6
6	8	10	9
7	6	6	6
8	8	4	6
9	12	8	10
10	10	10	10
11	8	6	7
12	8	10	9
13	4	8	6
14	4	4	4
15	2	4	3
16	2	0	1
Pollens uniques ou indéterminables.	4	6	5

de valeurs observées sur une fraction de cet ensemble; d'autre part, elles peuvent provenir des erreurs de délimitation des « groupes », plus ou moins conséquentes de vices d'observation, ayant faussé les déterminations.

Pour les *taxa* palynologiquement bien individualisés (groupe n° 3; *Picea cf. morinda,* par exemple), seul joue le premier facteur : *l'erreur aléatoire pure* qui affecte leur fréquence retentit donc sur l'ensemble du spectre. Or, ainsi que nous le verrons (p. 531), seules les variations de fréquence dans la somme de base d'une amplitude excédant 3 % et variant avec le pourcentage, peuvent être prises en considération. La différence maximale relevée est de 4 % au sein des bi-ailés soit (les bi-ailés représentant 63 % de la somme de base) 2,5 % au sein de cette dernière : elle est donc acceptable. Pratiquement, il en est de même pour tous les groupes qui correspondent aux genres actuels

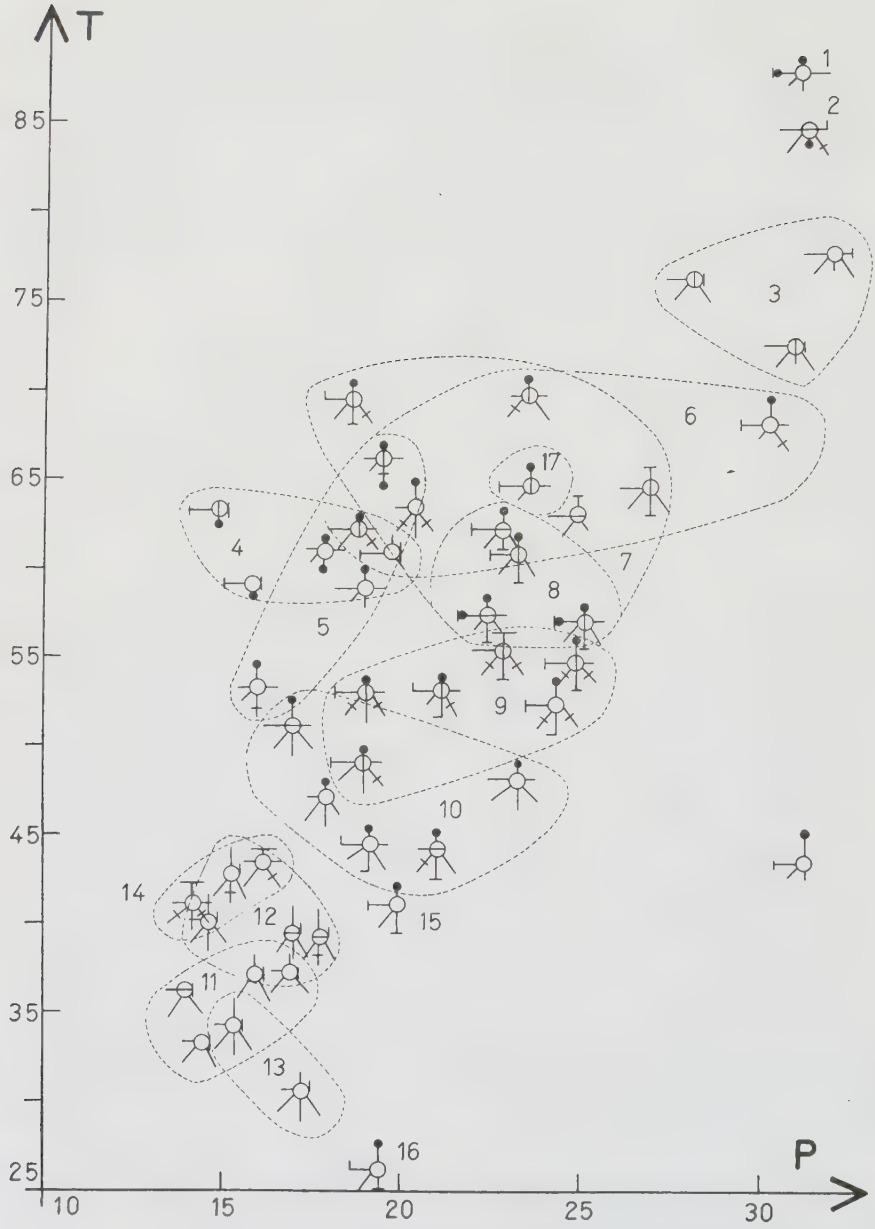


Fig. 6. — Premier diagramme de dispersion symbolique concernant 50 grains bi-ailés du niveau 43 de La Bégude.

(même pour l'ensemble correspondant au genre *Pinus* dont la fréquence élevée compense la faible individualité pollinique).

L'erreur de détermination intervient lorsqu'on a affaire à des groupes correspondant à des entités infragénériques (surtout si le genre est

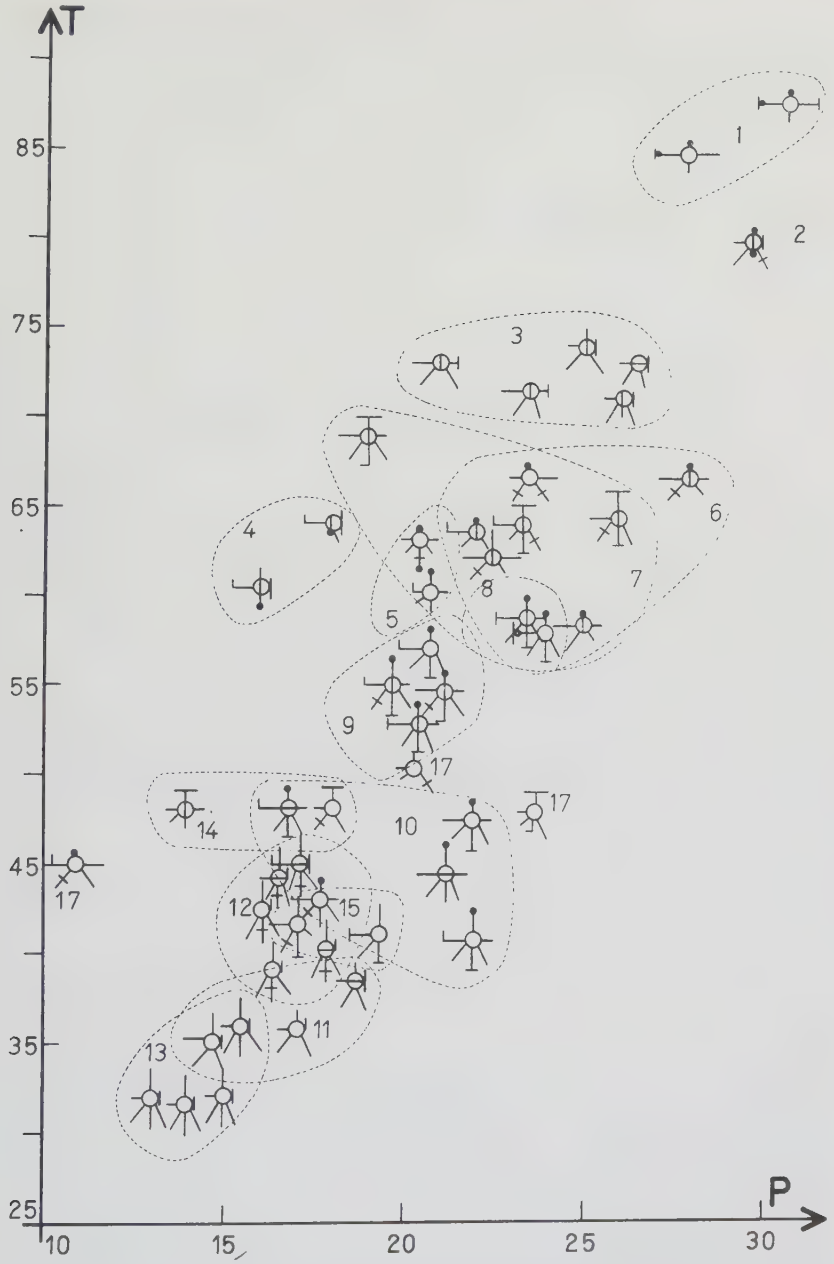


Fig. 7. — Deuxième diagramme de dispersion symbolique concernant 50 grains bi-ailés du niveau 43 de La Bégude (différents de ceux de la figure 6).

palynologiquement homogène, comme c'est le cas chez les *Pinus*). Il est donc nécessaire, dans l'étude des variations des proportions relatives des entités élémentaires (espèces ou groupes d'espèces), de ne

retenir que les variations d'une amplitude nettement supérieure aux différences expérimentales maximales. Dans l'exemple des diagrammes des figures 6 et 7, cette différence est de 6 %, généralement elle s'est établie de 5 à 8 % ; ceci nous a conduit à ne retenir que des variations d'au moins 10 % (p. 531).

En conclusion, sans même considérer l'énormité du travail supplémentaire et la complication du tri qui en résulte, le doublement du nombre des observations n'apporte pas de précisions importantes : le chiffre de 50 peut être tenu pour une limite acceptable pour une analyse quantitative.

En ce qui concerne la qualité des informations, on peut se placer à deux points de vue différents :

— Théoriquement, on peut considérer que la population pollinique de chaque *taxon* ne devrait être décrite et déterminée que sur la base d'un nombre d'échantillons statistiquement valable, c'est-à-dire compris entre 30 et 60. Certains *taxa* n'étant représentés que par un grain unique, il serait ainsi nécessaire de faire le tri de 1 500 à 3 000 grains. Eu égard au nombre et à la difficulté des observations, une telle entreprise dépasserait le cadre d'un travail personnel et en tout cas, elle impliquerait la mise en œuvre de techniques de tri infiniment plus puissantes que la comparaison visuelle d'idéographes.

— Sur le plan pratique, il est beaucoup plus important de mesurer le gain de précision dans les diagnoses, donc dans les déterminations, apporté par la superposition des deux diagrammes.

Pour ce qui concerne les mensurations, on constate que les aires de dispersion se superposent généralement assez bien ; il y a deux exceptions :

— dans le diagramme de la figure 6 : les grains des groupes 5 et 14 ont un diamètre inférieur à celui des grains correspondants dans le diagramme de la figure 7;

— dans le diagramme de la figure 7 : les grains des groupes 3, 11 et 9 ont des ballonnets moins épais que ceux de leurs correspondants sur le diagramme de la figure 6.

Dans les deux cas, il s'agit d'un artefact dû au gonflement du corps du grain dans la glycérine, les observations du diagramme de la figure 6 étant postérieures à celles du diagramme de la figure 7. Ce gonflement a été bien mis en lumière par B. Aytug (1960) chez *Pinus silvestris*, mais il faut ajouter que le gonflement du corps du grain entraîne, en particulier chez les pollens à ballonnets « emboîtants » comme ceux des groupes 3 et 11, un aplatissement des ballonnets qui est d'autant moins sensible que leur attache est plus étroite (ceux des groupes 7 et 8 sont caractéristiques à cet égard). Ceci m'a conduit à pratiquer observations et mensurations soit immédiatement après le montage, soit, plus fréquemment, longtemps après (6 mois, au moins), devançant ainsi les indications d'Aytug. C'est un mérite à mettre au compte de l'utilisation des diagrammes de dispersion symbolique.

Quant aux caractères qualitatifs, l'homogénéité est généralement acceptable. Certes, la diagnose pollinique des *taxa* 1, 3, 13 et 15 gagne en précision, mais les autres *taxa*, au contraire, sont suffisamment bien cernés dans chacun des diagrammes.

Enfin, il faut noter que le doublement des observations ne diminue guère le nombre de grains isolés ou aberrants.

Donc, *qualitativement*, le nombre de 50 observations est également valable.

Cependant, dans quelques rares cas difficiles, j'ai recherché, hors des limites du diagramme, des pollens susceptibles de préciser les contours polliniques de certains *taxa*. En particulier, lorsque deux populations superposées, représentant manifestement un même *taxon*, paraissaient pouvoir être confondues, je les ai utilisées en bloc, pour parvenir à une diagnose plus serrée et à une meilleure détermination.

Quelles que soient les précautions prises, cette méthode comporte certains inconvénients :

— elle est parfois d'un maniement trop lourd pour certains *taxa* dont le pollen, bien caractérisé, peut être déterminé plus rapidement *(Abies, Cedrus)*;

— bien que la construction des idéographes oblige à rejeter beaucoup de microfossiles, il n'est pas toujours possible de préciser l'identité de tous les grains pris en compte.

Nonobstant ses imperfections, cette méthode m'a permis de traiter les pollens bi-ailés avec autant de détail que les autres pollens. Le résultat n'est pas mince, si l'on note, par exemple, que l'étude classique des grains isolés n'a permis aux Maîtres de la Morphographie de ne distinguer que cinq entités dans l'ensemble des pollens bi-ailés de tout le Tertiaire de l'Europe moyenne (P. Thomson et H. Pflug, 1953).

Ce succès m'a incité à utiliser cette méthode pour débrouiller l'étude des groupes polliniques homogènes. Parmi ceux-ci, les « triporés », qui ont sollicité les premiers mon attention, ne m'ont valu que des échecs répétés, car, d'une part, les caractères utiles sont peu nombreux et souvent très subjectifs (nature de l'épaississement annulaire, contour de la silhouette équatoriale) et, d'autre part, l'existence avérée d'une seule particularité (pour laquelle joue presque toujours la loi du « tout ou rien ») conditionne, en fait, absolument tout le reste du processus de détermination.

La difficulté consiste moins à circonscrire les entités en présence qu'à préciser la nature des caractères qui, *ipso facto*, conditionnent le traitement systématique de chaque grain. Il s'agit donc essentiellement d'un problème de morphologie pollinique.

Au contraire, la méthode des diagrammes de dispersion symbolique m'a rendu des services appréciables chez les Taxodiacées et les Ulmacées; nous en verrons le détail dans la partie descriptive qui concerne ces familles (p. 602 et 611).

2° Réalisation des spectres, construction et interprétation des diagrammes.

Le pourcentage des grains bi-ailés est tel que, dans la majorité des niveaux, 200 à 300 sporomorphes sont passés en revue au cours du relevé des observations d'un diagramme de dispersion symbolique (1). C'est donc dans le cadre de ce relevé que j'ai effectué les comptages nécessaires aux spectres (2).

Les spectres ainsi obtenus sont vérifiés et complétés de la façon suivante : sur une deuxième lame, on compte le nombre de sporomorphes appartenant à la somme de base, rencontrés sur le parcours nécessaire pour trouver le nombre de grains correspondant à la fréquence des trois *taxa* les plus abondants ET les plus facilement identifiables. Les chiffres compris entre 80 et 120 sont jugés satisfaisants; des écarts plus importants (rarissimes) entraînent une remise en chantier du spectre. Le cas échéant, l'existence de nouveaux pollens, s'ils sont bien caractérisés, est notée comme complément au spectre initial.

Pour les raisons exposées plus haut, auxquelles on peut ajouter la remarque de K. FAEGRI et J. IVERSEN (*l. c.*, 108-109) que l'exclusion d'une espèce implique l'absence de concurrence entre cette espèce et l'ensemble des autres, le spectre est calculé sur la somme de base la plus large possible.

En particulier, j'ai renoncé à isoler les pollens qui représentent, d'après les données de l'analyse de la végétation actuelle, une strate arbustive (Ericacées, *Nyssa, Corylus* et même *Salix*) car, toute expérience faite et eu égard à l'imprécision des déterminations les concernant, rien ne permet d'affirmer que les végétaux correspondants jouaient effectivement un rôle autonome dans la végétation.

Cependant, bien que l'importance relative des herbacées dans la végétation analysée ne soit pas un élément d'information capital, ni même toujours significatif, étant donné notre ignorance de la structure de la végétation, leurs pollens ont été exclus de la somme de base, car ceux qui ont été rencontrés représentent surtout des plantes de groupements édaphiques : leur abondance exprime essentiellement la proximité plus ou moins grande de ceux-ci par rapport au point de dépôt des sédiments analysés. Il est évident que beaucoup de Graminées, des Chénopodiacées, des Cypéracées, voire des Joncacées, pouvaient faire normalement partie d'une végétation forestière ; malheureusement, les possibilités de détermination sont très limitées dans ces familles et aucun tri n'est possible.

(1) Il y a, en effet, une sorte de compensation entre la fréquence des bi-ailés et leur état de conservation.

(2) Ainsi qu'il a été dit (p. 524), une partie seulement des grains bi-ailés est étudiée dans le diagramme de dispersion symbolique, mais la fréquence des formes polliniques est calculée en admettant que tous les grains sont déterminables. Il est évident que, de la sorte, les pollens bi-ailés non déterminés font partie de la somme de base.

Pour les mêmes raisons, j'ai rejeté, *a priori,* la prise en compte de groupes tant sociologiques (1) (type « Chênaie mixte ») qu'historiques (type « pollens tertiaires » de Zagwijn).

Certains *taxa* arborescents (Cupressacées, Taxodiacées, Taxacées, *Populus*), dont les variations de fréquence méritent d'être suivies, ont un pollen difficile à compter (conservation ou détermination défectueuses). Afin que les imprécisions qui affectent leur fréquence ne retentissent pas sur toutes les autres, ces *taxa* ont été considérés hors de la somme de base (2). Cette manière de faire diminue l'importance de ces variations, qui demeurent cependant saisissables, lorsqu'elles sont de grande amplitude (seul cas où elles sont objectives).

Les diagrammes doivent tenir compte de la nature statistique des données qu'ils représentent, même si l'on veut qu'ils expriment aussi le maximum de renseignements paléofloristiques. Plusieurs particularités, déjà évoquées, du matériel et des dépôts étudiés accentuent le caractère fondamentalement conjectural des indications que spectres et diagrammes fournissent sur la végétation dont la reconstitution et l'histoire sont en question. J'ai donc pensé qu'il serait illusoire de pousser très loin le souci d'éviter les erreurs aléatoires introduites par le caractère statistique des calculs de fréquence — les accidents dûs à l'influence de la préparation et à l'implantation du prélèvement étant éliminés. Aussi m'en suis-je tenu, à cet égard, aux exigences minimales.

Du point de vue statistique, l'erreur affectant chaque pourcentage d'un spectre dépend du nombre de sporomorphes comptés et de la valeur observée pour ce pourcentage. Or, j'ai toujours compté 200 sporomorphes au moins et souvent 300 et plus; d'autre part, peu de fréquences dépassent 30 %. Dans ces conditions, la moyenne des erreurs absolues maximales (avec une marge de sécurité de 95 %) est à peu près (K. Faegri et J. Iversen, 1950, 99-100) de 2 pour les fréquences inférieures à 5 %, 2,5 pour celles comprises entre 5 et 10 %, 3,5 pour celles comprises entre 10 et 20 %, 4,5 pour celles comprises entre 20 et 30 %, et de 6,5 pour celles supérieures à 30 %.

Afin de pouvoir négliger les erreurs purement statistiques, sans s'astreindre à des comptages plus importants, il faudrait, en principe, ne retenir que des variations d'amplitude moyenne au moins double (B. de Jekhowsky, 1958, 1403). Pratiquement, des amplitudes une fois et demie supérieures ont été jugées suffisantes, soit 3 % au-dessous de 5 %, 4 entre 5 et 10 %, 5 entre 10 et 20 %, 7 entre 20 et 30 %, plus de 10 au-dessus de 30 %. *A priori,* des variations aussi limitées

(1) En analyse pollinique stratigraphique, on a voulu utiliser des « groupes parasociologiques » (B. de Jekhowsky, 1958, 1401) réunissant des « formes dont les variations individuelles sont plus ou moins concomitantes » *(Id.)*. Je pense que c'est un terme à éviter, car il confond cohabitation et contemporanéité, phénomènes qui correspondent à des réalités biologiques différentes.

(2) Exception faite pour les Taxacées de La Bégude qui, n'atteignant jamais une fréquence de 3 %, ne peuvent pas affecter significativement les fréquences élémentaires à l'intérieur de la somme de base.

sont évidemment douteuses, si elles résultent d'une « saute de fréquence » dans un seul niveau : au moins deux niveaux successifs doivent montrer, par des chiffres cohérents, qu'il ne s'agit pas d'un artefact ou d'un accident. Seuls seront donc tenus pour sûrement valables les mouvements de fréquence affectant 4 niveaux successifs (*Id.*, 1408); ceux qui seront plus rapides seront examinés avec circonspection.

En fonction de toutes les considérations précédentes, la construction des diagrammes a été basée sur les règles suivantes :

1° Les fréquences sont toujours figurées d'une façon dissociée afin de permettre une meilleure analyse des concomitances. Cependant, afin de garder une individualité visible à chaque spectre, les histogrammes ont été préférés à des diagrammes — qui d'ailleurs perdraient de leur vertu figurative du fait de l'équidistance des prélèvements — susceptibles de donner une illusion de continuité, dangereuse vu le temps encore considérable qui sépare les spectres successifs.

2° Seuls sont représentés par des histogrammes les *taxa* dont le pollen dépasse, dans la somme de base ou par rapport à celle-ci, une fréquence de 3 %. Les fréquences inférieures à 1 % sont assimilées à la simple « présence ».

3° Les *taxa* de la somme de base dont le pollen est peu abondant mais relativement constant, sont seulement pointés dans la partie droite de la somme de base; les *taxa* rares et peu abondants, dont le chapitre III montrera l'intérêt paléofloristique, et certains *taxa* arborescents sont figurés par des symboles isolés en fin de diagramme; la somme des fréquences de tous ces *taxa*, rares ou intéressants, est représentée par un histogramme particulier qui recoupe les pointages.

4° Les *taxa* élémentaires se rattachant aux *Abies, Picea, Pinus, Tsuga, Carya, Quercus,* Ulmacées et Taxodiacées ont une fréquence dans le spectre difficile à préciser et trop faible pour être représentée dans le diagramme général : leurs fréquences relatives sont exprimées dans un DIAGRAMME ANNEXE. Dans le cas des bi-ailés, les déterminations sont suffisamment précises (p. 525-528), ainsi que chez les *Tsuga*, *Carya* et *Quercus*, pour ne retenir que des variations de 10 % ; chez les Taxodiacées et Ulmacées (p. 603 et 613), seules des amplitudes doubles sont significatives.

Comme pour les variations dans le spectre, seuls seront tenus pour sûrement valables les mouvements affectant quatre niveaux successifs; les variations plus rapides et cohérentes seront surtout examinées en fonction de l'ensemble du spectre.

Seuls les deux types de *Pinus* et de Taxodiacées sont figurés dans le diagramme général.

5° Lorsque des *taxa* intéressants (*Alnus cf. nepalensis, Arbutus, Rhododendron cf. ponticum,* Cupressacées) peuvent être reconnus, bien que leur fréquence ne puisse être calculée, leur existence

est figurée symboliquement (sans préjuger de l'absence de leurs proches).

6° Les *taxa* extérieurs à la somme de base, trop rares pour être figurés mais intéressants sur le plan paléofloristique, sont représentés par des symboles isolés.

7° L'histogramme des pollens indéterminés et indéterminables est calculé par rapport à la somme de base (1).

3° *Les méthodes d'études de morphologie comparée verticale.*

Il faut évidemment choisir les *taxa* qui méritent une telle étude. Dans un premier temps on ne retient, parmi ceux dont l'analyse pollinique et l'étude palynologique ont montré l'intérêt, que les *taxa* dont le pollen est régulièrement conservé et présente actuellement une morphologie caractéristique au niveau de l'espèce.

Ensuite, on teste la variabilité du pollen dans le temps en étudiant les grains de 3 ou 4 niveaux aussi distants que possible. S'il s'agit de pollens étudiés par les diagrammes de dispersion symbolique, tous les idéographes sont placés sur un même diagramme. Pour les autres, les fiches de description sont reprises et mêlées. Le test est positif si des groupes discontinus (basés essentiellement sur des caractères mineurs) apparaissent ET si chacun de ces groupes réunit une nette majorité de grains appartenant au même niveau.

Il s'agit alors, les grains de tous les niveaux superposés étant comparés, de localiser, par regroupements successifs, les solutions de continuité et d'esquisser au moins les tendances des transformations successives.

Dans le cas des *Abies* et *Pinus*, on peut y parvenir par la comparaison des images synthétiques que fournissent les diagrammes de dispersion symbolique.

Pour *Tsuga*, une simple étude des variations du diamètre s'est révélée significative, de même que, chez *Liquidambar* et *Fagus*, la comparaison directe d'un petit nombre de caractères qualitatifs.

Chez les *Quercus*, j'ai eu recours à la *méthode des lignes de forme* déjà éprouvée en paléobotanique (J. JENTYS-SZAFEROVA, 1959). Cette méthode consiste à calculer le rapport entre la moyenne des valeurs rencontrées pour un certain nombre de caractères dans la population type et celle des valeurs de la population à comparer. Sur un diagramme, la population type étant représentée par une verticale à l'abscisse 1, la population à comparer est figurée par une courbe,

(1) *Indeterminé* = pollen ou spore de morphologie hésitante entre celle de deux ou plusieurs formes polliniques représentées dans le diagramme (inaperturés essentiellement).

Indéterminable = pollen mal conservé ou abîmé par la préparation ne permettant aucune observation.

la ligne de forme, qui intègre les différences que présentent les deux ensembles de caractères.

La figure 8 représente ainsi, pour 6 caractères polliniques (p. 670), à gauche, la courbe de forme de *Quercus coccifera* par rapport

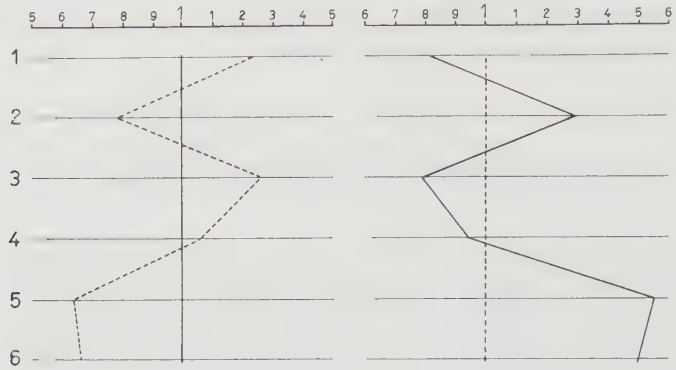


Fig. 8. — Exemple de ligne de forme : à gauche, ligne de forme de *Quercus coccifera* par rapport à *Quercus ilex*; à droite, la ligne de forme de *Quercus ilex* par rapport à *Quercus coccifera.*

Ces lignes sont établies sur les six caractères, tels qu'ils sont numérotés dans le tableau V. Elles ne sont pas symétriques puisque les rapports inférieurs à 1 varient de 0 à 1, alors que ceux qui lui sont supérieurs peuvent, théoriquement, atteindre de très grandes valeurs.

à *Q. ilex,* à droite, la courbe de forme de *Q. ilex* par rapport à *Q. coccifera.*

Par rapport à une base, on peut ainsi comparer plusieurs populations sur l'ensemble de leurs caractères et non plus seulement sur les caractères pris deux à deux.

CHAPITRE II

STRATIGRAPHIE ET PALÉOGÉOGRAPHIE DES GISEMENTS ÉTUDIÉS. HISTORIQUE DES RECHERCHES ANTÉRIEURES

Vu les difficultés inhérentes à la sédimentation et à l'histoire pliocène du sillon rhodanien, et afin de remplir au mieux les conditions optimales de l'étude détaillée telle qu'elle vient d'être exposée (p. 517-534) et qui *procède avant tout d'une optique essentiellement paléobiologique*, j'ai été conduit à ne retenir que des sédiments qui peuvent être reliés avec précision les uns aux autres ou par rapport à un repère stratigraphique bien connu.

D'autre part, pour obtenir un abondant matériel d'une façon continue, je me suis adressé à des séries où dominent les niveaux ligniteux, toujours particulièrement riches en spores et en pollens.

Ainsi, je me suis trouvé limité aux dépôts suivants (fig. 9) :

1° deux courtes séquences pratiquement superposées, situées à Mollon (Ain), dont la distance stratigraphique est très faible;

2° deux séries stratigraphiquement proches, mais géographiquement assez lointaines — La Bégude de Saze (Gard) et Hauterives (Drôme) — pour correspondre à des aires de production pollinique différentes.

I. — STRATIGRAPHIE

1° Mollon.

Il s'agit des niveaux classiques de Mollon-rivière et Mollon-ravin (F. Delafond et Ch. Depéret, 1894), qui ont fait l'objet d'une étude de détail relativement récente (G. Mazenot, 1945). Ces deux niveaux se rattachent, comme de nombreux autres niveaux ligniteux, aux « épaisses formations d'eau douce qui, à diverses époques des temps tertiaires et même quaternaires, se sont accumulées dans l'aire d'affaissement peu profonde que constituait la cuvette bressane » (G. Mazenot,

l. c., 5). Ils ont été retenus, car, bien que d'un âge incertain, ils peuvent être repérés avec précision l'un par rapport à l'autre.

A la base, se trouve la série de *Mollon-rivière* qui est située au bord

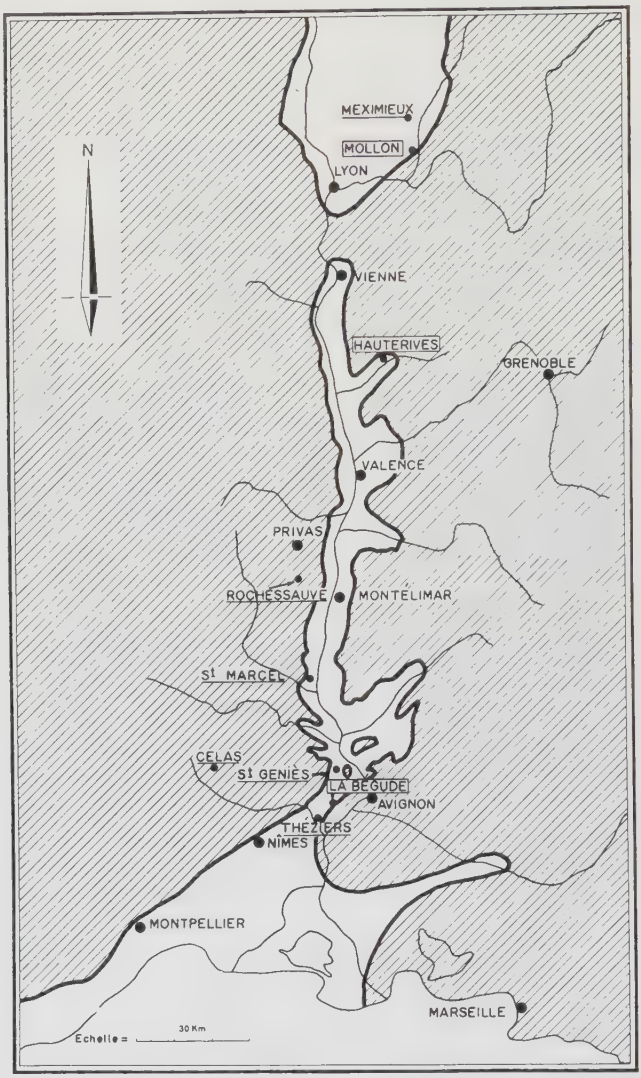


Fig. 9. — Carte schématique montrant le contour de la mer pliocène au moment de son extension maximale dans la région rhodanienne; les gisements étudiés sont encadrés, les gisements classiques de macrorestes seulement soulignés (paléogéographie d'après G. Denizot, 1952).

de l'Ain. On y accède en prenant, à droite sur la route nationale 84, après la dernière maison du village de Mollon, en allant de Lyon vers Pont-d'Ain, un chemin qui permet de gagner les berges de la rivière. Sur les parties affouillées de ces berges, au-dessous du sol végétal sur

colluvium de pente, on peut observer, en allant vers l'aval, un banc brun-noir de près d'un mètre d'épaisseur. En réalité, il s'agit de la superposition de trois niveaux ligniteux dans une marne encaissante, elle-même très ligniteuse. Les prélèvements ont été effectués en quatre courtes verticales, à peu près équidistantes, sur 50 m environ.

Fig. 10. — Profil du niveau de Mollon-rivière.

1, sol végétal et colluvion; *2*, marnes bleues : 25 cm environ; *3*, lignite : 10-12 cm; *4*, marnes noirâtres très ligniteuses : 40 cm environ; *5*, lignite : 8-10 cm; *6*, marnes noirâtres très ligniteuses : 25-30 cm; *7*, lignite : 12-15 cm; *8*, marnes plus ou moins noires et ligniteuses : 15 cm environ; *9*, marnes bleues : 40 cm au-dessus du niveau de l'Ain.

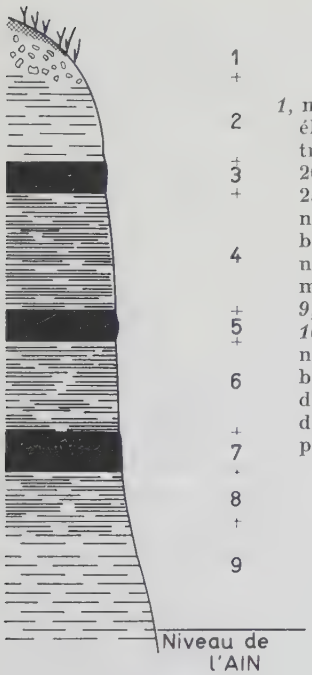


Fig. 10.

Fig. 11. — Profil du niveau de Mollon-ravin.

1, marnes bleues sous limons et sables éboulés : 40 cm; *2*, marnes noires très ligniteuses : 10 cm; *3*, lignite : 20 cm; *4*, marnes très ligniteuses : 25 cm; *5*, marnes bleues avec deux niveaux à bois : 220 cm; *6*, marnes bleues avec coquilles de grands Planorbes; *7*, marnes bleues avec fragments de bois; *8*, lignite : 27-30 cm; *9*, marnes très ligniteuses : 20 cm; *10*, marnes bleues à coquilles de Planorbes et fragments de bois vers la base : 40 cm; *11*, marnes bleues devenant sableuses vers la base et disparaissant sous un éboulement de pente.

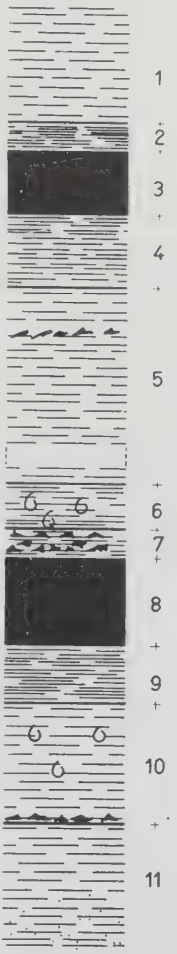


Fig. 11.

L'ensemble donne la succession stratigraphique de la figure 10. D'après F. Delafond et Ch. Depéret (*l. c.*, 63), le niveau marneux, sous-jacent au banc de lignite inférieur, n'aurait qu'une épaisseur de 7 m environ : un puits creusé à proximité de la rivière a révélé sous cette profondeur des sables très aquifères (1). Ces auteurs pensent que ce sable est un

(1) Dans un sondage de 2 m, qu'elle a pratiqué au-dessous du niveau de Mollon-rivière, M^lle H. Meon (1963) a noté que les niveaux deviennent plus ou moins sableux et très micacés vers le bas.

témoin de l'immédiate proximité de la mollasse miocène. Ce fait donne un âge pliocène inférieur, plutôt que miocène terminal, à la série qui nous intéresse, car elle passe latéralement, avec quelques affleurements intermédiaires, aux marnes de Priay, distantes de 6 km environ et qui reposent en discordance sur la molasse miocène de Varambon (F. Delafond et Ch. Depéret, *l. c.* 63, et d'après Tournouer *in* G. Mazenot, *l. c.*, 11). Inversement, « il est possible qu'il existe encore, au-dessous des marnes de Mollon, des assises lacustres pliocènes (dont nous ne connaissons aucun affleurement) qui correspondraient aux couches les plus inférieures du Pliocène marin » (F. Delafond et Ch. Depéret, *l. c.*, 169). En l'absence de documents paléontologiques irréfutables, il est donc impossible de tenir pour absolu l'âge « Plaisancien le plus inférieur » (G. Mazenot, *l. c.*, 8) (1) du niveau de Mollon-rivière : tout au plus peut-on considérer qu'il correspond à une phase très précoce du comblement pliocène marin.

C'est dans le ravin qui débouche perpendiculairement à la nationale 84, 500 m environ avant le village, en allant de Lyon vers Pont-d'Ain, au Sud-Est du Mas-Finet, et à 450 m de la route, qu'a été prélevée la série de *Mollon-ravin* (fig. 11). La base de cette série se situe à une altitude de 18 à 20 m au-dessus de celle de Mollon-rivière; les couches lignitifères étant grossièrement horizontales, on peut considérer que cette distance verticale sépare les deux séries (2).

2° *La Bégude et Hauterives.*

Ces deux séries font partie du comblement pliocène de la ria rhodanienne résultant — à la suite de l'ouverture du détroit de Gibraltar, au début du Pliocène — de l'invasion par la mer, jusqu'aux environs de Lyon, de la vallée surcreusée pendant la longue régression marquée du Pontien (G. Denizot, 1952). Ce comblement est d'abord constitué par les marnes argileuses bleuâtres, dites « plaisanciennes », à *Nassa semistriata*, « dépôt vaseux constitué à l'abri momentané de gros apports détritiques, mais pas forcément profond » (G. Denizot, *l. c.*, 334). Ces marnes sont coupées de fines alternances sableuses qui peuvent prendre de l'importance et constituer des faciès littoraux. Vers la partie supérieure ces faciès sableux se généralisent et constituent les « sables astiens » à *Ostrea undata* ou *cucullata* et à faune

(1) Avec cet auteur, nous avons admis que le niveau de *Châtillon-la-Palud* était contemporain de Mollon-rivière. Il s'agit d'un « splendide gisement » situé à « 1 000 m en amont du pont de Gévrieux, à l'extrémité nord des « Vorgines » (rives de l'Ain envahies par des saules, peupliers et herbes aquatiques) ». Sur 30 à 40 m de longueur et davantage, on observe l'affleurement, épais de 50 à 80 cm. L'analyse pollinique des prélèvements, effectués avec l'inventeur du gisement, nous a permis de vérifier son âge pliocène très inférieur (A. Pons, 1956, 185) et a révélé quelques pollens qui, absents de Mollon, seront signalés dans le chapitre III.

(2) La distance verticale de 30 m, donnée par F. Delafond et Ch. Depéret (*l. c.*, 63), s'entend pour les limites extrêmes de la couche marneuse à l'intérieur de laquelle se situent nos deux séries.

de mammifères (sables de Montpellier); localement, ils peuvent manquer complètement. Ce dépôt marin peut atteindre 200 m au maximum pour le faciès marneux et 50 m pour le faciès sableux; mais les puissances maximales ne sont jamais superposées.

Un horizon lagunaire, de faible épaisseur (moins de 10 m), « les marnes saumâtres à *Potamides basteroti* », marque le retrait de la mer, « rapide à l'échelle des phénomènes géologiques », « quasi instantané » même (G. Denizot, *l. c.*).

Des dépôts lacustres peu importants (2 à 5 m), équivalents des calcaires de Celleneuve, suivent, qui précèdent immédiatement les sables fluviatiles et les cailloutis latéraux du Villafranchien.

Dans cet ensemble, la série de *La Bégude* (Gard), signalée déjà par P. Demangeon (1958), tire son intérêt du fait qu'elle se situe immé-

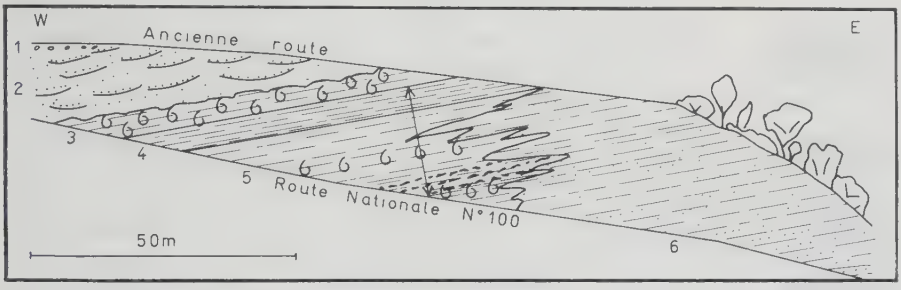


Fig. 12. — La Bégude : coupe de la tranchée de la route nationale 100 (hauteurs quadruplées).

1, cailloutis de quartzites; *2*, sables entrecroisés; *3*, banc marneux à *Potamides basteroti* : 1 m environ; *4*, argiles noires feuilletées riches en restes végétaux : 1,20 m environ; *5*, marnes grises à *Ophicardelus* et bivalves : passée sableuse et horizon argilo-ligniteux à la base (avec trois niveaux à bois) : 4,10 m environ; *6*, sables « astiens ».

La double flèche indique le lieu de prélèvement princeps, les prélèvements de contrôle ont été effectués à 15 m à l'est et à l'ouest.

diatement au-dessous des marnes à *Potamides basteroti* (fig. 12). On peut donc affirmer qu'elle représente la fin de la série marine, alors que dans la masse de celle-ci il est difficile de situer les nombreux niveaux argileux à lignites, comme celui de Saint-Geniez-de-Comolas (A. Durand, 1912; G. Denizot, 1952), témoins de vasières littorales temporaires. Les prélèvements continus ont été effectués suivant la verticale indiquée dans la figure 12, qui schématise l'affleurement, tel qu'il se présentait en 1955, dans le talus de la R. N. 100, au début de la descente sur la Bégude-de-Saze, en allant de Remoulins vers Avignon.

A *Hauterives* (Drôme), je me suis intéressé aux marnes lacustres à *Helix chaixi* Michaud et Planorbes qui contiennent deux ou trois lits de tourbe ou lignite (F. Fontannes, *in* G. Denizot, 1952). Reconnues comme équivalentes des calcaires de Celleneuve depuis A. Paladilhe (1873), elles sont donc immédiatement postérieures au niveau

saumâtre à *Potamides basteroti* ici représenté par des sables dans lesquels, à défaut de *Potamides*, se trouve le « reste de la faune » (G. Denizot, *l. c.*, 342).

Les prélèvements proviennent de l'exploitation de lignites située au Nord-Ouest du village, dans la propriété dite du « Chalet ». Prospère pendant la deuxième moitié du XIX[e] siècle, l'exploitation a été abandonnée après la première guerre mondiale; les galeries sont maintenant impraticables. La série schématisée dans la figure 13 provient de l'entrée des galeries la plus proche du Chalet. Les couches et les galeries sont fortement inclinées (8 à 10 %) vers le Nord-Ouest suivant l'axe du couloir d'accès, lui-même quasi horizontal. C'est sur le côté gauche de ce dernier, immédiatement au-dessus du sol et sous le boisement délabré, que le niveau ligniteux de base a été prélevé. Le reste de la série, à partir du toit du lignite de base et jusqu'au lignite « 6 » non compris, a été prélevé de part et d'autre du coude formé, face à l'entrée, par la galerie et aux limites

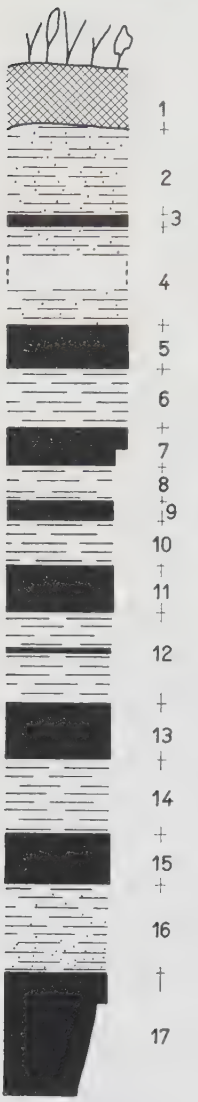


Fig. 13.

Fig. 13. — Hauterives-exploitation.

1, sol; *2*, marnes jaunâtres plus ou moins sableuses : 30 cm; *3*, passée ligniteuse : 4-5 cm; *4*, marnes bleues plus ou moins sableuses : 110 cm; *5*, lignite : 15 cm; *6*, marnes bleues très légèrement sableuses : 20 cm; *7*, lignite : 12-15 cm; *8*, marnes : 12 cm; *9*, lignite : 6-7 cm; *10*, marnes : 15 cm; *11*, lignite : 15 cm; *12*, marnes avec passées de 2-3 cm de lignite : 30 cm; *13*, lignite : 20 cm; *14*, marnes : 25 cm; *15*, lignite : 15-18 cm; *16*, marnes devenant très légèrement sableuses à la base : 30 cm; *17*, lignite : 4 cm.

Fig. 14. — Affleurement du vallon du Clarey.

1, marnes jaunâtres sableuses : 20 cm sous le sol; *2*, lignite : 15 cm; *3*, marnes jaunâtre sableuses : 20-25 cm; *4*, lignite : 20 cm; *5*, marnes d'abord jaune-grisâtres, puis plus sableuses et jaunes vers le bas : 40 cm; *6*, lignite : 10 cm environ; *7*, lignite : 7-8 cm; *8*, marnes jaunes très sableuses : 25 cm jusqu'à la base de l'affleurement.

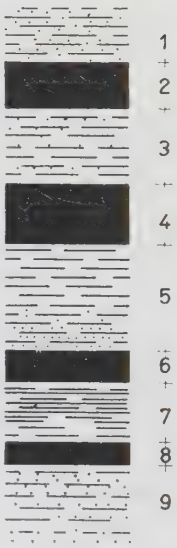


Fig. 14.

d'accessibilité de celle-ci (avril 1957). La partie supérieure de cette série provient d'un affleurement, encore exploité par le fermier pour ses besoins domestiques, situé immédiatement à droite de l'entrée et dont le niveau 6 constituait le mur. Un pan de falaise verticale dans le ravin du Clarey, ruisseau qui coule à l'ouest de l'exploitation, m'a

permis de prélever, à 6-8 m au-dessus de l'exploitation et à 30 m environ de celle-ci, la série schématisée dans la figure 14. L'abondance du matériel sableux peut faire penser à la proximité de la base des sables fluvio-lacustres, à faune de Montpellier, superposés aux marnes d'eau douce.

Par ailleurs, les sables saumâtres se rencontrent immédiatement au-dessous de l'exploitation, en descendant vers le village et rien ne laisse supposer aux géologues l'existence d'une lacune entre la série saumâtre et la série lacustre (F. FONTANNES, 1881).

Les niveaux de La Bégude et Hauterives sont donc chronologiquement fort proches, puisque seul les sépare un horizon qui correspond à un retrait de la mer dont nous avons dit la rapidité.

En conclusion, nous pouvons donc situer les dépôts étudiés dans un cadre stratigraphique, les uns par rapport aux autres :

— Mollon-rivière et Mollon-ravin représentent, dans la partie la plus ancienne du Pliocène connu en France, les termes d'un court moment du comblement lacustre.

— La Bégude et Hauterives se situent respectivement juste avant et après le rapide retrait de la mer hors de la ria rhodanienne.

Les deux ensembles de prélèvements sont séparés par une partie importante de la phase marine du Pliocène (tableau VII, p. 652, partie de gauche).

3° Essai de datation absolue.

Les dépôts étant bien circonscrits et stratigraphiquement aussi bien repérés que possible, l'information géologique du paléobotaniste peut paraître suffisante (H. N. ANDREWS, 1961, 5 et 7).

Cependant, du point de vue paléobiologique, aussi bien pour « essayer de comprendre les limites de l'unité biologique majeure, l'espèce », que pour « interpréter les types complexes d'évolution » (H. N. ANDREWS, *l. c.*, 7), il m'a semblé intéressant de tenter de chiffrer deux données concernant les sédiments étudiés :

— la durée du dépôt de chaque série;

— le laps de temps qui les sépare et nous sépare d'eux.

C'est une tentative périlleuse en un domaine où les incertitudes, que je ne puis songer à pallier, sont nombreuses. Je m'y suis résolu, malgré tout, non pour avancer des précisions illusoires, mais pour pouvoir me faire une idée de l'ordre de grandeur de la durée des phénomènes biologiques révélés par l'étude des spores et pollens. Ainsi, il importe, par exemple, de savoir si le dépôt de la série de La Bégude a duré 10 000 ans environ, comme son épaisseur le ferait croire s'il s'agissait de sédiments quaternaires, ou 10, 50, 100 fois plus; dans chaque hypothèse, la nature des phénomènes traduits par des variations de

spectres ou par des variations dans la morphologie de tel ou tel groupe, est évidemment différente.

Je me suis donc trouvé devant un problème semblable à celui auquel P. Demangeon (1958) était confronté, en voulant attribuer un ordre de grandeur aux cycles sédimentaires, si caractéristiques des argiles varvées « plaisanciennes » des fosses de Fournès (7 km au Sud-Ouest de La Bégude). A ce sujet, cet auteur s'exprime ainsi : « Si comme nous l'avons fait pour l'Helvétien on assimile ces dépôts aux boues bleues actuelles, on peut utiliser la détermination de Prattje (1951, *in* Lombard, 1956) qui donne une vitesse de sédimentation paraissant d'ailleurs faible, soit 1,78 cm en 1 000 ans. Dans cette hypothèse, les grands cycles de Fournès (environ 10 cm) couvriraient une durée voisine de 5 600 ans. Cette valeur est certainement trop élevée, puisque, si l'on admet, pour l'Astien à faciès plaisancien, une épaisseur de 200 m et une vitesse constante de sédimentation, on serait conduit, pour cette période, à une durée totale d'environ 11 millions d'années supérieure aux chiffres admis (6 millions) pour tout le Pliocène. Même réduite, cette durée permet du moins de constater, et c'est ce qui importe ici, que les cycles en question sont vraisemblablement très supérieurs à une année (peut-être de l'ordre d'un millier d'années) » (*l. c.*, 273).

La mesure des temps géologiques par la radio-activité des roches, toujours plus perfectionnée, a donné depuis peu des chiffres — cohérents malgré la diversité des techniques mises en œuvre — qui corrigent une partie des conclusions de cet auteur. En effet, l'aube du Pliocène date, d'après Holmes, Knopf et Marble (*in* R. Coppens, 1957, 110) de 12 millions d'années, pour R. N. C. Bowen (1958) de 10 millions d'années et, enfin, pour J. L. Kulp (1961) de 13 millions d'années; tous ces chercheurs accordent une durée de 1 million d'années au Quaternaire. La durée du Pliocène est donc de 9 à 12 millions d'années, soit une fois et demie à deux fois celle admise par P. Demangeon.

D'autre part, dans son calcul, ce dernier auteur n'attribue implicitement au dépôt de 200 m des marnes plaisanciennes qu'un tiers de la durée du Pliocène. Ceci est surprenant à un double titre :

1° P. Demangeon (*l. c.*, 253) précise que les marnes plaisanciennes ne semblent pas dépasser cette épaisseur de 200 m. En fait, dans le « creux » de Pujaut — immédiatement au Nord-Est de La Bégude — elles ont pu atteindre 280 m environ, puisque le dépôt marneux a été traversé par un sondage de 200 m ayant touché le Pontien (G. Denizot, *l. c.*, p. 334) et qu'il y a 80 m de dénivellation entre la surface du « creux » et le mur à *Potamides basteroti*. Cependant, à La Bégude, selon l'observation même de P. Demangeon (*l. c.*, 254), le faciès sableux ne se développe que vers le Sud-Est : le dépôt de 280 m d'argiles marneuses, limité aux régions abritées où le faciès sableux n'existe pas, constitue donc un maximum qui couvre la durée totale de la phase marine du Pliocène.

2° Par ailleurs, il semble acquis que la phase de sédimentation fluviatile a duré dans le bas Rhône beaucoup moins que le comblement marin (A. Bonnet, 1953).

Le dépôt lacustre réduisant corrélativement la phase fluviatile et étant peu important au regard des sédiments marins, on peut estimer que le dépôt maximum de marnes plaisanciennes a requis, au sein du Pliocène, une fraction de temps au moins de moitié supérieure à celle admise par P. Demangeon.

Ceci, par un simple calcul (soit en multipliant par 2,25 à 4 le millénaire attribué par cet auteur au dépôt d'une épaisseur de 10 cm d'argile marneuse) et en admettant toujours une vitesse de sédimentation constante, conduit à attribuer au dépôt de la série de La Bégude, d'une puissance de 5,30 m, une durée de 125 à 200 mille ans (en accord avec le chiffre obtenu d'après l'estimation de Prattje).

En suivant le même raisonnement, la série d'Hauterives, moins épaisse et plus riche en éléments plus grossiers, représenterait, pour sa partie principale, un laps de temps de l'ordre de cent mille ans.

La durée de la phase saumâtre qui les sépare est plus difficile à estimer, car la nature et l'origine des sédiments sont autres : la puissance et la nature sableuse ou sablo-marneuse du dépôt, et surtout la rapidité du retrait de la mer auquel il correspond, font penser qu'il s'agit d'un laps de temps du même ordre de grandeur que la durée des deux séries précédentes.

La similitude de nature des sédiments incline à conserver pour Mollon-rivière la vitesse de sédimentation de La Bégude, ceci conduit à une durée de 50 à 75 mille ans, tandis que Mollon-ravin, un peu plus sableux, pourrait représenter un dépôt de l'ordre de cent mille ans et que le double de temps, environ, séparerait ces deux niveaux.

En réduisant les chiffres à leur précision utile, nous arrivons à ces premières conclusions :

— chacune de nos séries représente un laps de temps de l'ordre de la centaine de milliers d'années (soit 5 fois le Postglaciaire, domaine habituel de l'analyse pollinique, ou, encore, le temps écoulé depuis le début du dernier Glaciaire) ;

— une durée du même ordre (de moitié jusqu'au double ou au triple) sépare Mollon-rivière de Mollon-ravin et La Bégude de Hauterives.

Quant au temps qui sépare les deux ensembles, les données géologiques font défaut. Bien que situé tout à fait à la base du Pliocène local connu, le niveau de Mollon-rivière n'est pas forcément le contemporain exact de l'ingression pliocène dans la ria rhodanienne : il n'est pas impossible qu'il soit superposé à des sédiments lacustres pliocènes peut-être importants si, contrairement à l'opinion de G. Mazenot (*l. c.*, 5), on admet que les mouvements pontiens ont façonné une cuvette profonde.

Cependant, l'importance de la série pliocène bressane superposée à Mollon et les affinités miocènes d'une partie de la faune de ce

niveau (F. Delafond et Ch. Depéret, *l. c.*, 83-84) le font correspondre à un moment assez précoce du comblement marin de la ria rhodanienne (1). Ce comblement a duré, nous l'avons dit, au moins la moitié du Pliocène, soit 4,5 à 6 millions d'années : il est donc raisonnable de penser que le laps de temps séparant Mollon-rivière de La Bégude est de l'ordre de 2 à 4 millions d'années et, vraisemblablement, plus.

Nous verrons dans quelle mesure la palynologie, réduite à ses propres ressources et sur la base des chiffres qui ont été avancés pour la durée des dépôts, sera à même d'apporter une estimation plus précise de la durée qui les sépare.

Enfin, nous pouvons penser que, eu égard à la durée relative des phases marine et fluviatile dans le bas Rhône, les sédiments les plus récents, ceux d'Hauterives, ont été déposés il y a 3 à 7 millions d'années.

II. — PALÉOGÉOGRAPHIE

La Paléogéographie est susceptible de nous apporter trois types de renseignements utiles à la reconstitution de la végétation passée par l'étude des spores et pollens :

— la nature du milieu de sédimentation (végétation riveraine);

— les données géographiques (altitude, proximité de la mer, etc.) concernant l'aire de production pollinique.

1° Mollon.

Il s'agit de dépôts provenant de la lisière sud-est de la cuvette bressane : on peut donc s'attendre à ce que, du fait de la proximité des bords du lac, le matériel pollinique ne soit pas complètement affranchi d'une « surreprésentation » de la végétation riveraine, comme le seraient des sédiments provenant du large d'un aussi grand lac.

Ce dernier s'étalait des environs de Lyon jusqu'à Gray (Haute-Saône) au Nord-Est de Dijon : la proximité du Jura fait penser à des apports par les rivières les plus voisines qui en descendaient. Cependant, d'après G. Mazenot, la nappe d'eau étendue et peu profonde était traversée *sur de grandes surfaces* par de lents courants originaires des rivières (1945, 106) : on ne peut donc négliger les rivières provenant des flancs lointains du Jura, du Sud-Ouest des Vosges et des montagnes du Charolais et du Beaujolais. Les crêtes

(1) Il est difficile d'expliquer le début du comblement de la dépression bressane sans faire intervenir une corrélation avec l'arrivée de la mer toute proche : à l'échelle de temps qui nous intéresse, les phénomènes sont certainement contemporains.

de ces montagnes jalonnent, avec celles du Jura, les limites de l'aire extrême de production de pollens aéroportés vers le lac bressan.

Enfin, il nous faut noter que la phase orogénique pontienne, pour le Jura, et celle du rajeunissement correspondant au paroxysme alpin, pour les autres massifs montagneux, étaient alors récentes : ceux-ci atteignaient certainement, au début du Pliocène, des altitudes supérieures à celles que nous connaissons aujourd'hui. Il en est d'ailleurs de même de toutes les montagnes qui nous intéresseront ci-dessous.

2° *La Bégude.*

Ici, le dépôt correspond à « des marécages littoraux temporaires sur l'arrivée des affluents » (G. Denizot, *l. c.*, 340). Nous aurons donc une forte influence de la végétation littorale du marécage, aussi bien des groupements végétaux herbacés que de la ripisylve qui, toujours, s'installe derrière ces derniers. Les fossiles animaux (*Ophicardelus* et divers bivalves) indiquent que ces marécages communiquaient avec la mer. Dans celle-ci auraient pu se trouver tous les pollens issus des plantes du bassin alluvial des rivières supérieures se jetant dans la *ria,* c'est-à-dire de toute la région comprise entre les sommets des Cévennes et du Vivarais d'un côté, et ceux du système alpin de l'autre, et jusqu'à la latitude du seuil séparant le golfe du lac bressan. Mais la ria rhodanienne constituait « un milieu de golfes très abrités qu'atteignaient seulement des ultra-fins et des solutions transportées par des courants lents » (P. Demangeon, *l. c.*, 272). On peut penser que l'apport des affluents immédiats de la vasière était prépondérant : dans ce cas, il s'agissait de petits ruisseaux locaux, venant du Sud et de l'Est, c'est-à-dire d'une région sans hautes montagnes.

L'aire de production de pollens aéroportés est plus difficile à définir, car il existait peut-être alors, comme aujourd'hui, des courants aériens venant du Nord. Cependant, la surface limitée par les basses Cévennes, les Alpilles, le Luberon et le pourtour montagneux du Comtat, toutes montagnes plus élevées alors qu'aujourd'hui, était certainement à l'origine de la plus grande partie des apports aériens.

3° *Hauterives.*

Les marnes d'Hauterives constituent un horizon lacustre et correspondent « à cette période de transition qui est la conséquence d'un retrait graduel de la mer » (F. Fontannes, *in* G. Denizot, *l. c.*, 342). Les rivages et les dimensions du lac sont inconnus. Il en est de même de son bassin alluvial, bien que la continuité du cailloutis, qui termine le remblaiement, avec la formation de Chambaran puisse faire

penser que le lac astien d'Hauterives ait été alimenté par des cours d'eau provenant de hautes altitudes. L'aire de production des pollens comprend essentiellement la région des moyennes altitudes avoisinantes; mais des apports, depuis les massifs de la Chartreuse et des Bauges ou des Monts du haut Vivarais, sont également possibles.

III. — HISTORIQUE

La flore pliocène de la région qui nous intéresse a d'abord été connue par des macrorestes. Les résultats des recherches qui lui ont été consacrées ayant été synthétisés par G. Depape (1928), je me contenterai d'indiquer la position stratigraphique et géographique des gisements et les références bibliographiques des publications principales les concernant.

A proximité de Mollon (à 6 km au Nord), la flore de *Meximieux* (fig. 9) (G. de Saporta et A. Marion, 1876; L. Laurent, 1911 *a*) provient de tufs et cailloutis fluviatiles remplissant une vallée creusée dans les marnes plaisanciennes : cette formation est considérée comme contemporaine des sables de Trévoux, soit immédiatement sous-jacente au Villafranchien.

Dans la vallée du Rhône (G. Depape, 1922) six grands gisements sont connus du Pliocène :

Saint-Marcel-d'Ardèche (à 40 km au Nord de La Bégude), qui se place dans les marnes plaisanciennes.

Théziers (Gard) (à 6,5 km au Sud-Ouest de La Bégude), qui correspond aux argiles plaisanciennes à *Amussium cristatum* et *Nassa semistriata,* qui sont exploitées par des tuileries.

Vacquières (Gard) (à 5 km au Sud-Ouest de La Bégude), dont les plantes fossiles proviennent du niveau à *Potamides basteroti.*

Domazan (Gard) (à 3 km au Sud-Ouest de La Bégude), gisement très pauvre qui se situe à la partie supérieure du niveau saumâtre dans « des bancs gréseux à débris de *Balanus* ».

Eurre (Drôme), où quelques empreintes ont été recueillies dans les marnes argileuses plaisanciennes.

Bagnols (Gard), où deux espèces seulement ont été trouvées dans les marnes à *Nassa.*

Les plantes fossiles de la vallée du Rhône, à l'exception de celles de Vacquières et Domazan (17 espèces sur 72), proviennent de niveaux inférieurs à ceux de La Bégude : elles se situent à des niveaux mal déterminés de la transgression marine antérieure.

Il faut citer, malgré leur éloignement relatif, les gisements du Cantal dont il sera ultérieurement question : *Niac, Saint-Vincent, Pas de la Maugudo* (L. Laurent, 1904-1905, 1908), *Las Clausades*

(P. Marty, 1905) et *Pont-de-Gail* (E. M. Reid, 1920 et 1923). Tous correspondent aux cinérites du paroxysme volcanique du Pliocène inférieur. *Ceyssac* (G. de Saporta, 1879) serait plus récent, aux limites inférieures du Villafranchien.

Enfin, les magnifiques flores fossiles de *Rochessauve* et du massif voisin du *Coiron* (fig. 9), sur les pentes qui dominent la vallée du Rhône, datent de la fin du Miocène supérieur et peut-être, pour une partie, du tout début du Pliocène. Elles viennent de faire l'objet de la Thèse de P. Grangeon (1958); cinq analyses polliniques succinctes de F. Firtion y sont jointes; elles seront discutées ultérieurement.

Du point de vue micropaléontologique, les travaux sont nombreux, mais ils intéressent presque uniquement la Bresse.

Dans son ouvrage exhaustif sur les lignites bressans, G. Mazenot (1945) signale, avec des sporanges de Polypodiacées et des urnes de Mousses, dans le *bassin de Chaumergy* (91 et 92, tabl. XX; « Plaisancien », sans précision) un certain nombre de genres *(Abies, Sequoia aff. gigantea, Taxodium, Juniperus, Cupressus)* d'après des bois fossiles (*det.* Jacquiot), *Pinus montana* var. *uncinata* d'après une pomme de Pin (*det.* Rol), et des pollens de *Pinus* et d'Angiospermes indéterminables.

En 1946, ce même auteur donne une analyse pollinique purement qualitative des mêmes lignites : les genres *Pinus* (types *silvestris* et *haploxylon*), *Picea, Abies, Tilia, Alnus, Fagus, Quercus,* des Ericales, des Graminées et des Cypéracées sont signalés; la présence de *Pseudolarix, Tsuga* et même *Podocarpus* est soupçonnée. Peu après (1946 *b*), G. Mazenot signale, d'après des fragments divers de tissus végétaux, les genres *Pinus, Picea, Larix, Pseudotsuga, Juniperus, Sequoia* et *Taxodium.*

L'année suivante G. Mazenot et M. Locquin (1947) mettent à jour, d'une part des endospores de Polypodiacées, des spores d'*Osmunda* ou de *Cheilanthes,* de Selaginelles et de Lycopodes et, d'autre part, des spores variées de Champignons encore actuellement indigènes à l'exception du genre *Boletellus,* aujourd'hui localisé en Amérique du Nord et disparu d'Europe avec les grands résineux dont il est le commensal.

De plus, M. le Pr G. Mazenot avait entrepris, dans les mêmes années, des recherches micrographiques et chimiques sur les lignites bressans; ces travaux, inachevés, ont fait l'objet d'une première mise au point manuscrite que leur auteur a eu l'obligeance de me communiquer. Pour ce qui est de l'identification des débris végétaux, ces recherches précisent seulement la description du matériel déjà publié. J'ai pu, cependant, y trouver le premier indice de l'existence, au Pliocène, de pollens du genre *Rhododendron* et de l'existence de plusieurs Sapins, ainsi qu'une bonne description du *Sporites ligneolus.* Pour les déterminations de bois, celles de *Thuya cf. occidentalis, Chamæcyparis* (?) et *Cupressus cf. macrocarpa,* y sont nouvelles.

Des lignites de ce même bassin ont, par ailleurs, fait l'objet d'une analyse pollinique statistique (F. Firtion, 1946). Six niveaux successifs sur une verticale de 1,57 m sont analysés; ils semblent être d'un âge pliocène supérieur (rapport du nombre des pollens de *Pinus* type *silvestris* sur celui des pollens du type *haploxylon*) et les spectres traduiraient un léger refroidissement (disparition précoce de la Chênaie mixte, « bouffée » de *Betula* à la base). Ce premier refroidissement se situerait, par définition, à la base du Quaternaire (Prétiglien), ainsi qu'en ont conclu F. Bourdier *et al.* (1956).

Ces derniers auteurs ont donné une analyse de marnes à lignites provenant de *La Raza* (10 km au Nord-Est de Bourg-en-Bresse) qu'ils pensent être d'un âge reuverien, soit pliocène tout à fait terminal, alors que pour G. Mazenot (1945, p. 37) « ils paraissent être encore du niveau de Mollon », donc à la base du Pliocène bressan. Dans la même note, l'analyse de niveaux argileux du complexe de Châlon-Saint-Cône indique un âge tiglien, mais la flore est très différente de celle des loess durcis de Saint-Vallier (*in* Viret, 1954), dont la faune indique pourtant qu'il s'agit de niveaux presque contemporains, Saint-Vallier étant légèrement antérieur.

En 1957, B. Duverne donne quelques analyses de sédiments provenant de sondages effectués dans le Jura et le Doubs : à *Bletterans* (Jura), le passage Miocène-Pliocène serait indiqué par les sédiments provenant de 15 à 12,60 m; à *Courchapon* (Doubs), malgré des incertitudes et même des contradictions, cette limite se situe vers —25 m; à *Chatelay* (Jura), un niveau argileux (—3 à —4,4 m) d'un sondage effectué dans les alluvions (alt. 227 m) de la vallée de la Loue serait du Pliocène supérieur; enfin, à *La Loye* (Jura), un sondage dans les mêmes alluvions (alt. 204 m environ) rencontre, à 10-10,70 m, une marne sableuse indiquant, par « la grande abondance des Graminées et d'*Alnus*, la limite du Tertiaire et du Quaternaire ».

En 1958, l'analyse d'échantillons de marnes et lignites provenant d'un puits creusé au *Port d'Alleriot*, à 6 km au Nord-Est de Chalon-sur-Saône, a révélé un spectre qui « semble bien se placer à la limite supérieure du Miocène » (Cl. Sittler).

Enfin, au cours de la rédaction de ce mémoire, M^lle^ H. Méon a soutenu une Thèse de 3^e^ Cycle de Géologie (1963), dans laquelle sont donnés 6 spectres provenant du gisement de Mollon-rivière et 8 ou 9 de niveaux très voisins de ceux que j'ai prélevés à Mollon-ravin. Bien que la dénomination et la conception des *taxa*, énumérés sans aucune description, puissent appeler quelques réserves, les résultats bruts de ce travail sont en accord avec mes propres résultats. Au contraire, l'interprétation générale, dominée par des soucis de datation stratigraphique et basée, sans aucune critique interne, sur une comparaison avec les résultats de W. Zagwijn (1960), s'éloigne un peu de celle que je crois pouvoir proposer.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE LA FLORE POLLINIQUE

Dans ce chapitre spores et pollens sont étudiés, comme le seraient des macrofossiles, à une double fin :

1° Dresser la liste la plus complète et la plus précise possible des végétaux vivant au Pliocène dans la région de « production pollinique », dont j'ai essayé de déterminer le contour géographique pour chaque gisement.

2° Préciser, autant que possible, l'identité botanique des formes polliniques rencontrées. Pour ce faire, j'ai, d'une part, étudié leur ressemblance avec les formes correspondantes de la flore actuelle et des microflores de même âge; d'autre part, j'ai confronté leurs affinités taxonomiques, indiquées par les caractères polliniques, avec celles des *taxa* similaires signalés dans les macroflores régionales, même légèrement antérieures ou postérieures.

Les *taxa* ou les formes polliniques sont considérés ici comme fixes, au rang où ils sont traités; les variations manifestées dans le temps par certains d'entre eux feront l'objet d'une étude verticale, spéciale pour chacun, dans le chapitre V.

Le cadre idéal d'un tel exposé, « floristique » et descriptif, devrait se modeler, à la fois, sur la systématique des plantes actuelles et sur les découpages propres à la morphologie pollinique. Malheureusement, les coupures imposées par cette dernière se superposent rarement avec celles de la systématique dont on ne peut, d'ailleurs, rendre compte selon une disposition linéaire (L. Emberger, 1960, 20-29 en particulier). D'autre part, il importe, pour serrer le travail analytique au plus près autant que pour faciliter la lecture des diagrammes, de prendre pour base les groupes palynologiquement perceptibles.

Pour toutes ces raisons, et en regrettant de ne pouvoir mieux satisfaire les exigences d'un exposé botanique, j'ai été contraint d'adopter l'ordre alphabétique des genres, mais en y intégrant les unités palynologiques (groupes de genres, familles, groupes de familles) correspondant à une *morphologie pollinique très homogène et particulièrement suggestive.*

A propos de chacune de ces unités de base, les indications seront les suivantes :

1° Diagnose pollinique de l'unité de base (nature et limites des caractères permettant son identification).

TABLEAU II. — ***Répartition botanique des taxa déterminés.***

Bryophytes.

1. SPHAGNACÉES :
   Sphagnum.

Cryptogames vasculaires.

2. LYCOPODIACÉES :
   Lycopodium (selago) (1).

3. OPHIOGLOSSACÉES :
   Ophioglossum (vulgatum).

4. OSMONDACÉES :
   Osmunda cinnamomea.
   Osmunda claytoniana.
   Osmunda regalis.

5. POLYPODIACÉES :
   Adiantum (capillus-veneris ou *reniforme).*
   Davallia canariensis.
   Polypodiacées diverses.
   Woodwardia (radicans).

6. SCHIZÆACÉES :
   Lygodium.

7. SELAGINELLACÉES :
   Selaginella (cf. apus).
   Selaginella (cf. eggersii).
   Selaginella (selaginoides).

Préphanérogames.

8. GINKYOACÉES :
   Ginkyo (biloba).

Gymnospermes.

9. CUPRESSACÉES :
   Chamaecyparis.
   Cupressacées méditerranéennes *(Tetraclinis, Cupressus sempervirens* et *C. torrulosa* et *Juniperus sp.).*
   Cupressacées diverses.
   Juniperus communis.

10. PINACÉES :
    Abies concolor.
    Abies pectinata.
    Abies pinsapo.
    Cedrus atlantica.
    Keteleeria.
    Picea excelsa.
    Picea cf. morinda.
    Picea omoricoides.
    Larix.
    Pinus canariensis.
    Pinus coulteri.
    Pinus halepensis.
    Pinus haploxylon « emboîtant type 1 ».
    Pinus haploxylon « emboîtant type 2 ».
    Pinus (laricio).
    Pinus massoniana (ou *P. densiflora).*
    Pinus mesogeensis.
    Pinus peuce (ou *P. strobus).*
    Pinus pinea.
    Pinus rigida.
    Pinus silvestris.
    Pinus stellwagii.
    Pseudolarix.
    ? Pseudotsuga.
    Tsuga canadensis.
    Tsuga caroliniana.

11. PODOCARPACÉES :
    Podocarpus (2 types).

12. TAXACÉES (et CEPHALOTAXACÉES) :
    Taxus, Torreya et *Cephalotaxus* certainement présents.

13. TAXODIACÉES :
    Glyptostrobus.
    ? Metasequoia (glyptostroboides).
    Sciadopitys (verticillata).
    Sequoia (sempervirens).
    Sequoiadendron (giganteum).
    Taxodium (distichum).

Angiospermes.

14. ACERACÉES :
    Acer divers.
    Acer negundo.

15. ALISMACÉES :
    (Alisma).

16. AQUIFOLIACÉES :
    Ilex aquifolium.
    Ilex canariensis.

17. ARALIACÉES :
    (Acanthopanax).

(1) Les parenthèses indiquent un moindre degré de certitude.

TABLEAU II. — *Répartition botanique des taxa déterminés (fin).*

18. BÉTULACÉES :
Alnus divers.
Betula.
Alnus nepalensis.
Carpinus.
Corylus (avellana).
Ostrya.

19. BUXACÉES :
Buxus (sempervirens).

20. CAPRIFOLIACÉES :
Lonicera.

21. CELASTRACÉES :
(Celastrus).

22. CHENOPODIACÉES.

23. COMPOSÉES.

24. CRUCIFÈRES.

25. CYPÉRACÉES.

26. DROSERACÉES :
Drosera.

27. ELATINACÉES :
Elatine.

28. ERICACÉES :
Arbutus.
Ericacées diverses.
Rhododendron.

29. EUCOMMIACÉES :
Eucommia.

30. FAGACÉES :
Castanea.
Fagus (orientalis).
Quercus cerris.
Quercus divers.
Quercus mediterranea.
Quercus pubescens.
Quercus sessiliflora.

31. GRAMINÉES.

32. HAMMAMELIDACÉES :
Liquidambar europæum.
Liquidambar (orientalis).

33. HALORRHAGIDACÉES :
Myriophyllum.

34. HIPPOCASTANÉACÉES :
Aesculus (hippocastanum).

35. JUGLANDACÉES :
Carya aquatica (ou *C. pecan*).
Carya divers.
Engelhardtia (chrysolepis).
Juglans cinerea.
Juglans regia.
Platycarya (strobilacea).
Pterocarya (fraxinifolia).

36. JONCACÉES.

37. LABIÉES.

38. LÉGUMINEUSES.

39. MAGNOLIACÉES :
Liriodendron (tulipifera).
Magnolia.

40. MYRICACÉES :
(Myrica).

41. NYMPHEACÉES :
Euryale (ferox).
Nymphaea.

42. NYSSACÉES :
Nyssa.

43. OLÉACÉES :
Fraxinus (ornus).
Fraxinus divers.

44. OMBELLIFÈRES :
Hydrocotyle.
Oenanthe.
? Sium.

45. PALMACÉES :
(Sabal).

46. PLOMBAGINACÉES.

47. POTAMOGETONACÉES :
Potamogeton.

48. RHAMNACÉES.

49. ROSACÉES :
Poterium (s. l.).

50. SALICACÉES :
Populus.
Salix.

51. SAPOTACÉES :
(Sapota ?).

52. SYMPLOCACÉES :
Symplocos.

53. TILIACÉES :
Tilia.

54. TYPHACÉES :
Typha.

55. ULMACÉES :
Planera aquatica.
Ulmus.
Zelkowa acuminata.
Zelkowa crenata.

56. VITACÉES.

2° Le cas échéant, caractères qui ont permis de distinguer les diverses formes polliniques élémentaires (caractères propres et détermination de chacune de ces dernières). Indications de gisements où elles ont été rencontrées. Dans le cas des groupes complexes, ce paragraphe mettra en lumière la nature des résultats dont il sera fait état à leur sujet dans le chapitre traitant de l'analyse pollinique.

3° Affinités microfloristiques dans le temps et l'espace soit des formes polliniques de base, soit de chacune des formes élémentaires.

Le tableau II fait état des résultats obtenus (1), groupés selon l'ordre alphabétique des familles à l'intérieur des Cryptogames vasculaires, des Gymnospermes et des Angiospermes.

Les spores et pollens dont l'identité est inconnue n'ont de ce fait aucun intérêt botanique; cependant, j'ai cru devoir signaler ceux qui correspondent à des « espèces morphographiques » bien connues et qui sont relativement fréquents, en donnant les références des descriptions originales et, le cas échéant, les variations qu'ils présentent par rapport à celles-ci. Ces observations pourront être utiles le jour où la détermination botanique de ces formes polliniques sera acquise. Il en est de même des types nouveaux, désignés par leurs caractères essentiels. Les uns et les autres constituent une annexe placée à la fin de la partie analytique de ce chapitre. Cette manière de faire se situe à mi-chemin entre celle des morphographes (Potonié, Thiergart, Kremp, Thomson et Pflug), soucieux de dresser un inventaire aussi complet que possible des spores et pollens sans se préoccuper de leur identité, et celle de certains anciens paléobotanistes (Kircheimer, Raatz) ou palynologues (Wodehouse par exemple) désireux de se limiter à l'emploi des types identifiés de façon sûre. Dans la ligne ouverte par Rudolph (1935), notre conception est celle de beaucoup de chercheurs modernes (Frantz, Zagwijn entre autres).

La synthèse, illustrée par un tableau synoptique des résultats, comporte l'étude de la répartition des *taxa* déterminés dans les cadres de la systématique des végétaux actuels et une comparaison des flores polliniques des trois localités. Suit une étude comparée des résultats de l'analyse des macro- et microrestes de la région. En conclusion, se dégagent les précisions concernant la flore, la végétation et le milieu pliocènes de la région tels qu'ils sont précisés par la flore pollinique.

Ce chapitre, ainsi compris, pourra paraître exagérément développé au regard des considérations paléofloristiques et pollenanalytiques qui constituent le corps même des résultats de ce travail. Cependant, aucune considération botanique n'est possible sans une analyse serrée du matériel, et, d'autre part, dans tout dénombrement, il importe de bien préciser la nature et les limites des unités prises en compte.

(1) Il est bien évident que le nom généralement adopté n'a pas toujours la même valeur : c'est celui du *taxon* actuel dont le pollen est le plus semblable au pollen fossile, mais ceci n'implique pas forcément identité, ni même descendance directe; la nature, très variable, des relations supposées est précisée dans le texte.

La plus grande partie des concepts morphologiques et des termes descriptifs utilisés ont été pris chez J. Iversen et J. Troels-Smith (1950). Par ailleurs, les classes de forme, en vue équatoriale, proposées par Erdtman (1943, 45; 1952, 16), ainsi que les types de silhouettes polaires de cet auteur (1952, 13), ont été adoptées. Dans tous les cas, suivant un exemple autorisé (Van Campo, 1954 et 1957), j'ai utilisé la traduction française, ou l'expression équivalente, des termes anglo-saxons que les auteurs scandinaves ont forgés sur la base de racines grecques ou latines. Les termes « endoaperture » et « ectoaperture » ont été empruntés à M^me^ Van Campo (1958, 756). Enfin, j'ai introduit le terme de « muritecté » pour désigner le type de structure d'exine striée, rugulée ou réticulée, dans laquelle le toit n'est présent qu'au niveau du mur.

***

I. — DIAGNOSE ET AFFINITÉS DES FORMES POLLINIQUES

Abies.

Cf. Bi-ailés (p. 558).

Acer.

La très fine striation de l'exine, qui suffit à identifier les pollens tricolpés de ce genre (1), permet de distinguer deux types de grains : chez les uns elle est homogène, chez les autres elle s'accompagne d'une réticulation qui tend souvent à dominer.

— Dans le *premier type,* le diamètre équatorial (seule dimension utilisable du fait de nombreuses présentations polaires irrémédiables) est extrêmement variable (24 à 35 μ) et certainement plusieurs espèces y sont représentées. Cependant, aucune détermination n'est possible, les espèces actuelles ayant des dimensions difficiles à préciser (R. Wodehouse, 1935; Zander *in* G. Erdtman, 1943; G. Erdtman, 1943 et 1952) et nos grains présentant des variations continues (2). Ces

(1) Une striation apparemment semblable se trouve chez plusieurs genres de Rosacées, mais une observation détaillée permet, chez ces dernières, de distinguer les columelles dont l'alignement constitue les stries.

(2) Ce désaccord et cette continuité s'expliquent par le fait que ces grains à grands sillons sont très sensibles aux conditions de montage et particulièrement aux pressions exercées sur la lamelle, dont le rôle vient d'être précisé (E. J. Cushing, 1961). Il faut ajouter que sur les vues méridiennes la mesure est délicate, car il y a de fréquents plissements suivant un ou plusieurs sillons.

grains correspondent à une partie au moins des nombreuses espèces connues du Miocène de l'Ardèche (P. Grangeon, 1958) et du Pliocène de la vallée du Rhône (G. Depape, 1922 et 1928) par des macrorestes.

— Parmi les Erables actuels, seuls *Acer negundo* L. et *A. saccharum* Marsh. ont une exine comparable à celle des pollens du *second type*, dont les variations de taille sont moins importantes (26 à 30 µ). Aucune de ces deux espèces n'est connue par des fossiles macroscopiques et ce fait inclinerait à penser que nos grains appartiennent plutôt au *Negundo*, seul Érable anémogame : très peu abondant, il a pu cependant laisser des pollens fossiles. De plus, chez *A. saccharum* le diamètre des grains est plus grand. Ce pollen peut être identifié, semble-t-il, au « type *Acer negundo* » signalé pour la première fois en Europe par W. Zagwijn (1960), dans le Pliocène et le Pléistocène inférieur hollandais.

Le premier type se trouve sporadiquement et en petit nombre, dans les trois localités, tandis qu'*A. negundo* se manifeste seulement à Mollon et, très rarement, Hauterives.

Adiantum.

Spores trilètes, à exine épaisse (plus de 3 µ) et lisse, mais nettement scabre-réticulée par places (restes de périspore ?), à cicatrice très longue, étroite, entourée d'une mince marge. Leur diamètre varie de 47 à 54 µ.

Les différentes espèces actuelles se distinguent seulement par leur taille dont les valeurs extrêmes se recouvrent : notre matériel est donc indéterminable. Notons, cependant, que ses dimensions sont très voisines de celles des spores d'*A. capillus-veneris* L. et d'*A. reniforme* L.

Cette dernière espèce, actuellement cantonnée à La Réunion et à l'île Maurice d'une part, aux Canaries et à Madère d'autre part, a été signalée du Pliocène de Meximieux (G. de Saporta et A. Marion, 1876) et du Miocène de Coiron (P. Grangeon, 1958).

Très rares, ces spores n'ont été trouvées qu'à Mollon et La Bégude.

Æsculus (Microphotographie n° 1) (1).

Les fortes granulations (échinules ?) de la membrane des sillons suffisent à caractériser les pollens tricolporés, à exine tectée et irrégulièrement réticulée de ce genre.

Nos grains sont homogènes et ils appartiennent certainement à la même espèce que ceux signalés du Pliocène de Hollande (W. Zagwijn, 1960) et dont *A. hippocastanum* L. est le descendant le plus vraisemblable (nos pollens ont une exine légèrement plus épaisse : 2 µ).

Très rare à Hauterives et quelques grains à Mollon.

(1) Voir les planches des microphotographies 1 à 32, p. 715 et suivantes.

Alismacées.

Grains sphéroïdaux polyédriques, de 25 à 30 μ de diamètre maximal, périporés (12 à 18 grands pores à bords diffus et à membrane scabre) à exine échinulée, tectée et intraréticulée.

La taille et le caractère diffus des bords des pores font pencher vers le genre *Alisma* (R. Wodehouse, 1936), dont, par ailleurs, de nombreux macrorestes sont connus du Pliocène européen.

Ces grains, très rares, n'ont été trouvés qu'à Mollon.

Alnus.

La présence de 3, 4 ou 5 pores proéminents et, surtout, des « arcs » qui les joignent caractérise les pollens d'Aulne. Il s'agit d'un matériel très variable tant par le nombre et le diamètre des pores que par la taille des grains.

Afin d'individualiser les espèces représentées, j'ai étudié les variations du rapport « *somme des distances interaperturales/somme des diamètres des pores* » (en vue équatoriale), dont G. Erdtman (1936) a montré la valeur diagnostique : les variations se sont avérées continues aussi bien pour des grains d'un même niveau que pour des grains de niveaux superposés ou très distants les uns des autres. Ces caractères sont donc inutilisables dans notre matériel.

Seuls quelques grains de Mollon et Hauterives se singularisent par des arcs moins apparents et une exine plus mince. Ils semblent se rapprocher du « type *Alnus-viridis* » de W. Zagwijn *(l. c.)*, mais, en fait, les pores sont nettement proéminents (1) et les arcs sont peu marqués mais non étroits. C'est à *A. nepalensis* Don qu'ils semblent, par ces caractères, devoir être rapportés. Cette détermination viendrait confirmer celle des macrorestes du Miocène terminal de l'Ardèche (P. Grangeon, 1958).

Araliacées.

Grains tricolporés, subprolés (32-36 × 28-32 μ), à contour méridien arrondi, tectés, à exine fovéolo-réticulée. L'ectexine est plus épaisse que l'endexine et les columelles sont basses.

Ce pollen, très semblable au *Tricolporopollenites edmundii* (R. Pot.) Th. et Pf. (2), ne s'en distingue que par un contour méridien beaucoup plus arrondi et surtout par une taille inférieure. Il correspond à une partie du *Tricolporopollenites euphorii* (R. Pot.) Th. et Pf. (2), reconnu comme appartenant à des Araliacées. Il est

(1) Ce trait élimine *Carpinus americana.*

(2) Cette « espèce morphographique » comme toutes celles des mêmes auteurs ont été décrites dans P. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953.

possible de le rapporter au genre *Acanthopanax*, connu du Pliocène rhénan par de nombreux fruits (K. Mädler, 1939).

Il n'a été trouvé, toujours très uniforme, qu'en petit nombre à Hauterives.

Arbutus.

Cf. Ericacées (p. 577).

Betula.

Cf. Triporés (p. 607).

Bi-ailés.

Les pollens bi-ailés ont été étudiés dans tous les niveaux par la méthode des diagrammes de dispersion symbolique.

Les caractères analysés et leur figuration ont été précisés (p. 522-523 et fig. 5); la technique d'isolement des groupes d'idéographes (1) a été indiquée (p. 520-521).

Une fois ces groupes établis, il est aisé, par le truchement des idéographes, de dresser une *image synthétique* des grains correspondant à chacun d'entre eux, et c'est celle-ci qui est véritablement déterminée, c'est-à-dire comparée au pollen des *taxa* actuels ou fossiles supposés proches.

Prenons comme exemple de ce collationnement, dont le mécanisme a été déjà illustré (A. Pons, 1956, 182-186 en particulier), le groupe 4 des diagrammes des figures 6 et 7. La diagnose synthétique est la suivante : corps du grain en ellipsoïde allongé, rarement sphéroïdal, long de 57 à 64 μ; ballonnets profonds de 15 à 19,7 μ, peu volumineux, à attache large, très emboîtante, à exine du type 1; calotte très étendue, avec boursouflures plus ou moins accentuées, épaisse de 2 à 4 μ, amincie au centre; crêtes proximales absentes et rebord rare.

Si certains caractères sont communs à plusieurs genres (ballonnets emboîtants chez *Picea* et chez certains *Pinus*, attache et position des ballonnets chez *Cedrus*, *Picea* et *Pinus* type *haploxylon*, etc.), l'ensemble de cette diagnose est caractéristique du seul genre *Cedrus* (2). Les affinités du Cèdre ainsi représenté par rapport

---

(1) Les groupes d'idéographes superposés constituent la forme pollinique.

(2) Pour M^me^ M. Van Campo (1950, 104), « l'exine est très épaisse et homogène, il n'y a pas de réticulation superficielle, les éléments de la mésexine se présentant sans ordre apparent, la distance entre ces éléments est légèrement plus faible sur la calotte que sur les ballonnets ».

Pour B. Aytug (1961, 52), « l'ectexine se présente à la surface des ballonnets et de la calotte de la même façon. Elle est formée d'un réseau à mailles fermées et régulières. Les dimensions des mailles augmentent progressivement à partir des racines du ballonnet vers l'apex (partie du ballonnet la plus éloignée du corps du grain). Sur la calotte, l'ornementation est assez régulière, bien que les mailles soient légèrement plus petites vers le centre ».

D'après mes propres observations, confirmant celles de M^me^ Van Campo, les bases

aux 4 espèces actuelles de Cèdre sont plus difficiles à préciser : la taille du corps du grain n'est pas significative, le dépassement du grain incline vers *C. libani* Loud. et *C. brevifolia* Hen. (B. Aytug, 1961, 48, fig. 2) ; l'épaisseur de la calotte qui est significative (*Ibidem*, 52) ne peut être prise en considération puisque les variations se situent entre 2 et 4 μ, c'est-à-dire à l'intérieur d'une même « classe » d'épaisseur. Parmi les caractères qualitatifs, qui pour la plupart sont homogènes dans les 4 espèces, l'absence de crêtes et la présence assez régulière de boursouflures sur la calotte sont caractéristiques des *C. atlantica* Man. et *C. deodara* Loud. Cependant, la marge des variations du dépassement (p) dans chacune des espèces est assez grande et les différences sont faibles : en comparaison, le caractère quantitatif, bien tranché (absence de crête), est déterminant. Il faut ajouter que les boursouflures d'importance variable sont caractéristiques du *C. atlantica*. Nous concluons que le Cèdre représenté par nos grains est affine du *C. atlantica*, mais sous une forme archaïque, beaucoup moins individualisée que l'espèce actuelle (*cf.* p. 559).

Lorsqu'on retrouvera, dans un ou plusieurs niveaux superposés, un groupe admettant une description synthétique presque identique, ou un grain isolé faisant manifestement partie de ce groupe, le travail de détermination ne sera pas repris et, sous réserve d'un contrôle ultérieur (chapitre V), si les variations verticales paraissent importantes, la détermination déjà acquise sera conservée (1).

Dans quelques cas de pollens régulièrement rares, j'ai utilisé les idéographes de plusieurs niveaux (jusqu'à cinq) immédiatement superposés, afin de pouvoir dresser une diagnose synthétique plus valable.

La mise en œuvre de cette méthode de détermination a exigé l'examen de plus de 8 000 grains, mais cet appareil considérable ne saurait être exposé vu l'importance de son volume au regard des résultats, qui seuls importent (2). Cependant, la détermination des pollens bi-ailés ayant procédé d'une observation globale des grains, il en est résulté, forcément, un exposé unique de tous les résultats concernant Abiétacées et Podocarpacées.

A propos de chaque genre, le plan habituel sera suivi, la diagnose pollinique se limitant aux variations observées, sur le matériel fossile, des caractères utilisés pour la construction des idéographes.

des éléments de « mésexine » ne forment pas un réseau régulier, c'est seulement leurs expansions plus profondes qui se rejoignent pour donner d'abord un premier réticule, puis un réticule plus grand, ainsi que l'a noté B. Aytug.

Dans le cas de ballonnets à exine du type 3, aucune mise au point, si superficielle soit-elle, ne permet de voir un dessin désordonné correspondant à l'extrême base des éléments de mésexine. Le type 2 correspond à un état intermédiaire : la base des éléments est presque aussi importante que les parties profondes qui constituent le réseau.

(1) Il est évident que si, dans les diagrammes de dispersion symbolique, on ne retrouvait pas une majorité de groupes plus ou moins identiques, la méthode serait sans fondement.

(2) Un exposé de la méthode, plus circonstancié, pratique et plus directement destiné à d'éventuels utilisateurs, est à paraître dans la revue « Pollens et Spores ».

1° Abies.

Les pollens rapportés à ce genre ont en commun les caractères suivants : corps du grain sphéroïdal ou en ellipsoïde allongé, de 85 à 138 μ de diamètre; ballonnets profonds de 30 à 45 μ, d'un volume faible, à attache fine, non emboîtants, à exine du type 1 ou 2; calotte très étendue, épaisse de plus de 4 et quelquefois de plus de 6 μ, souvent amincie au centre, dont l'exine est du type 1, pourvue de boursouflures, à crêtes proximales absentes et rebord le plus souvent présent.

Trois unités élémentaires peuvent se dégager. Les deux premières se trouvent, plus ou moins juxtaposées à Mollon et Hauterives et rares à La Bégude, tandis que la troisième est seule importante à La Bégude mais se manifeste aussi, sporadiquement, à Hauterives et Mollon. Elles présentent des variations importantes (p. 658) dans le temps, mais on peut les circonscrire de la façon suivante :

1° Corps du grain subsphérique ou en ellipsoïde de forme variée, de 115 à 145 μ de longueur; ballonnets profonds de 30 à 42 μ et de volume très réduit; calotte épaisse de 4 à plus de 6 μ, amincie au centre, avec boursouflures mais à rebord inconstant.

2° Corps du grain de forme hésitante (surtout sphéroïdal) de 95 à 125 μ; ballonnets profonds de 30 à 47 μ et de volume relativement grand, et dont l'exine est toujours du type 1; calotte épaisse de 6 à 7 μ et plus, plus ou moins amincie au centre, avec boursouflures mais à rebords toujours invisibles.

3° Corps du grain sphéroïdal, de 82 à 95 μ; ballonnets très peu profonds (de 28 à 34 μ), peu volumineux, à attache relativement large; calotte épaisse de 4 à 6 μ, non amincie au centre, très étendue latéralement, boursouflée, avec rebord latéral.

Le *type 1* peut être rapporté à une forme ancestrale d'*Abies pinsapo* Boiss. qui, évoquant dans les niveaux les plus bas *A. cephalonica* Loud. et beaucoup plus légèrement *A. nordmanniana* Link s'individualise nettement au cours du Pliocène inférieur (*cf.* p. 658).

Le *type 2* se rapporte dans son ensemble à *A. pectinata* DC., *A. nebrodensis* Mattei et, à un moindre degré, à *A. numidica* De Lannoy. Les variations de ce type sont mineures et difficiles à interpréter dans le cadre de la morphologie des Sapins actuels.

Les pollens du *type 3*, seuls à ne pas appartenir au groupe circumméditerranéen par leur petite taille (M. Van Campo, *l. c.*, 109), sont plus difficiles à déterminer. Ils présentent de grandes affinités avec le groupe « californien » des *A. concolor* Lindl. et Gord., *A. grandis* Lindl. et *A. lowiana* Murr. (1), dont les pollens sont très semblables et tous caractérisés par des ballonnets très peu profonds

(1) Ce dernier étant considéré par les botanistes américains (C. S. Sargent, 1933, 56) comme une simple variété, purement californienne, d'*A. concolor*.

ayant souvent une attache large. P. GRANGEON (1958) ayant rapporté des empreintes de grandes feuilles de Sapin à *A. concolor*, c'est sous ce nom qu'a été désigné ce troisième Sapin.

Nos conclusions concernant les deux premiers types ne sont pas en accord avec celles d'une assez récente révision de quelques *Abies* fossiles (restes macroscopiques : grains et feuilles) qui, parmi tous les Sapins pliocènes, ne voit que des ancêtres d'*A. pectinata*, « malgré quelques ressemblances avec *numidica* et *cilicica* » (G. A. DUBOIS-LADURANTIE, 1941). Mais, au contraire, nos résultats rejoignent le fait que les Sapins fossiles du Miocène de Majorque (G. DEPAPE, d'après MENENDEZ-AMOR, 1955), du Miocène terminal de Cerdagne (L. REROLLE, 1885; J. MENENDEZ-AMOR, 1958), du Pliocène du Cantal (G. DE SAPORTA, 1873; L. LAURENT, 1904-1905 et 1908), ont été rapportés soit au Pinsapo, soit à *A. cephalonica* ou *A. cilicica* (1). De plus, récemment, P. GRANGEON (1958) a rapproché d'*A. cephalonica*, le Sapin le plus abondant de Rochessauve.

2° *Cedrus*.

L'ensemble des pollens appartenant au Cèdre pliocène, présents à La Bégude et Hauterives mais très douteux à Mollon, constitue un groupe homogène qu'on peut considérer comme représentant une forme archaïque du *C. atlantica* Man. (*cf.* p. 556). Le fait que certains caractères des ballonnets (dépassement et forme générale) soient plutôt ceux de *C. libani* et de *C. brevifolia* la rattacherait à la souche commune, antérieure à la différenciation du phylum constitué par ces derniers (2). Cette constatation situe la différenciation des divers Cèdres à une époque peu antérieure au Pliocène. Si l'on admet que notre fossile et *C. atlantica* se placent dans la même lignée directe, la différenciation du Cèdre de l'Atlas serait encore plus récente, vraisemblablement pléistocène.

3° *Keteleeria*.

Grains subsphériques de 80 à 100 µ de longueur, à ballonnets relativement profonds (30-35 µ), d'un volume égal au demi-volume du corps du grain, à attache relativement fine (hésitante entre les types « *silvestris* » et « *haploxylon* »), non emboîtante, à exine du type 3; calotte assez étendue, épaisse de 2 µ environ, légèrement

(1) G. DE SAPORTA (1888, 80) mentionne aussi, pour les Sapins pliocènes, « une analogie intime » avec *A. lasiocarpa* Lindl. et Gord. Mais ce dernier est synonyme d'*A. lowiana* Murray. L'analogie s'explique si l'on admet que les macrorestes végétatifs correspondant à mes premier et troisième types ont pu être confondus dans une seule espèce par les paléobotanistes.

(2) A partir de cette souche, peut-être représentée encore fidèlement par *C. deodara*, la différenciation du phylum de *C. atlantica* a été marquée par l'exagération des boursouflures, tandis que celle du phylum de *C. libani* et de *C. brevifolia* a vu l'apparition de crêtes proximales. D'après des données de B. AYTUG (1961), et si l'on admet avec Mme VAN CAMPO (1950, 47) que « l'augmentation de taille des grains est dans le sens de l'évolution », on est conduit à penser que *C. libani* est la forme périméditerranéenne la moins évoluée (la plus vieille ou la plus conservatrice), dont *C. brevifolia* représente un rameau plus évolué, isolé récemment.

amincie au centre, sans boursouflures, sans crête proximale mais avec rebord constant.

Ils sont présents dans de nombreux niveaux des trois localités, mais toujours en très faible quantité.

On peut penser à un Sapin dont l'exine des ballonnets serait du type 3 (*A. nephrolepis* Maxim., est seul parmi ses congénères actuels qui nous en offre l'exemple) ou à un Pin d'une taille inconnue actuellement.

L'attribution au genre *Keteleeria* est beaucoup plus vraisemblable, bien que les caractères de la calotte ne soient pas entièrement satisfaisants (boursouflures parfois présentes, jamais d'amincissement, ballonnets en situation ventrale, chez les *Keteleeria* actuels).

Régionalement, le genre *Keteleeria* n'a laissé aucun macroreste et les seuls pollens connus proviennent du Miocène de Coiron (F. Firtion, *in* P. Grangeon, 1958, 275, laisse subsister un doute sur sa détermination) et du Cantal (Cl. Sittler, 1958 : Joursac et Sainte-Reine).

Plus au Nord, du Main à la Pologne, deux *Keteleeria,* l'un proche de l'actuel *K. fortunei* Can. (*K. lœhri* Kink.) et l'autre de *K. davidiana* Beissn. (*K. rhenana* Kink.), ont laissé de nombreuses traces macroscopiques, depuis l'Oligocène supérieur jusqu'au Pliocène supérieur (R. Krausel, 1938, *in* Mädler, 1939; F. Kirchheimer, 1939; K. Mädler, 1939; W. Szafer, 1947 et 1954) et les pollens correspondants ont été trouvés (W. Szafer, 1954; J. Doktorowicz-Hrebnicka, 1956; U. Frantz, 1961).

Nos pollens ne ressemblent pas tout à fait à ceux de l'une et l'autre des 2 espèces actuelles : ils représentent peut-être une espèce entièrement fossile, plus méridionale que les ancêtres de celles-ci, à moins qu'il ne s'agisse de l'espèce, elle-même éteinte, signalée dans le Pliocène inférieur de Kroscienko (W. Szafer, 1947) et qui serait peut-être un *Cathaya* (1). On peut penser que notre espèce était déjà en voie de disparition au Pliocène inférieur, si l'on en juge par sa fréquence plus importante au Miocène (F. Firtion, *in* P. Grangeon, 1958; Cl. Sittler, 1958).

Enfin, il se peut que j'aie attribué au genre *Keteleeria* des grains représentant des espèces très rares et fossiles de Pins ou de Sapins, mais très différentes palynologiquement de leurs congénères actuels.

4° *Picea.*

Relativement faciles à circonscrire, les groupes de pollens de *Picea* (corps du grain subsphérique ou en ellipsoïde allongé, de 76 à 85 µ; ballonnets emboîtants à exine du type 3; calotte peu étendue, sans crête et le plus souvent sans rebord) sont cependant variables.

A Mollon et Hauterives, le groupe des *Picea* est régulièrement partagé en deux sous-groupes plus ou moins distincts, par suite d'une différence de profondeur des ballonnets (13-22 µ et 19-32 µ). Il n'existe

(1) Cette supposition est faite d'après R. Florin (1963, 242) qui indique seulement « It has been suggested... » sans préciser l'auteur (qui n'est pas Szafer) de cette suggestion, jugée d'ailleurs non fondée par le paléobotaniste suédois.

aucune corrélation entre cette profondeur et un type particulier d'idéographes; cependant, un examen approfondi des grains ainsi triés montre, parmi les caractères non figurés, une grande hétérogénéité des mailles du réticule de l'exine chez les grains à ballonnets les moins profonds; deux espèces se manifestent donc (1) :

1° Les pollens à ballonnets profonds correspondent à un ancêtre direct et assez immédiat, souvent signalé au Pliocène, du *P. excelsa* Link.

2° Les autres ressemblent à peu près également aux grains de *P. omorica* Panc. et de *P. orientalis* Carr., avec des différences notables par rapport à l'un et à l'autre (angle du ballonnet moins prononcé que chez *P. omorica*, corps du grain parfois sphéroïdal, à l'inverse du *P. orientalis*) ou par rapport aux deux (calotte plus mince). L'ensemble des caractères conduit à penser qu'ils représentent un Epicéa qui, au Pliocène, était très proche des ancêtres de l'un ou l'autre des deux Epicéas orientaux actuels (2).

Des macrorestes du Pléistocène rhénan ont été rapportés à un *P. omorikoides* Weber, 1898 (*in* W. Zagwijn, 1961), considéré comme un allié fossile très proche du *P. omorica*. Il a été trouvé dans le Pliocène récent de Pologne (W. Szafer, 1947 et 1954). L'analyse statistique de populations de grains récents (deuxième interstadiaire du Weichselien ou Wurmien : 64 à 53 000 ans) de la région d'Amersfoort a permis à W. Zagwijn (1961) de lui attribuer des grains de petite taille. Le pollen à ballonnets peu profonds du Pliocène rhodanien, peut donc lui être rapporté. C'est le plus vieux témoignage actuellement connu de ce *taxon* fossile.

Constants à Mollon et Hauterives, ces deux *Picea* sont erratiques et rares à La Bégude.

Dans cette dernière localité, le groupe des pollens de *Picea* se distingue par une taille régulièrement plus faible (70 à 80 µ, moyenne 75 µ environ), les ballonnets ayant — à l'exception des grains des *Picea* étudiés ci-dessus — une profondeur de 25 à 32 µ (sur des grains gonflés : voir p. 528). Aucun Epicéa actuel, parmi les 30 espèces auxquelles j'ai pu me référer, ne présente des ballonnets aussi profonds, demeurant emboîtants. Malgré une certaine ressemblance avec les pollens de *P. morinda* Link., l'ensemble des caractères incline à penser qu'il s'agit d'un taxon aujourd'hui éteint (3).

Constants à La Bégude, ces pollens se montrent quelquefois à Hauterives et même, très rarement, à Mollon.

(1) Je suis donc conduit, aujourd'hui, à une opinion différente de celle que j'ai exprimée à propos des *Picea* de Gévrieux (A. Pons, 1956, 183).

(2) Les caractères actuels de l'Epicéa de Serbie et de l'Epicéa d'Orient, les font ranger dans deux sections différentes : *Eupicea* et *Omorica* (L. Pardé, 1937, 106). Ce seul fait, qui implique que les deux *taxa* sont séparés depuis très longtemps, interdit l'interprétation la plus immédiatement suggérée par les grains à ballonnets peu profonds : l'Epicéa qu'ils représentent procédait, avec les ancêtres pliocènes de *P. omorica* et de *P. orientalis*, d'une souche unique répandue dans toute l'Europe pliocène.

(3) K. Mädler (*l. c.*, 24-25) a signalé un *P. latisquamosa* Geyler et Kink., sans correspondant actuel, mais présentant quelques affinités avec *P. morinda*.

5° *Pinus*.

Il est difficile de préciser l'identité pollinique de ce genre au moyen d'une diagnose habituelle, car son pollen n'a aucun caractère particulier, hormis le fait que certaines combinaisons de caractères, propres à un ou plusieurs autres genres, ne s'y manifestent jamais. Aussi, d'une manière générale, tous les pollens qui n'appartiennent pas manifestement à un autre genre, sont considérés par les auteurs comme *Pinus*. J'ai procédé ainsi, en ne négligeant, naturellement, aucun des autres genres sous toutes leurs formes.

Le plus souvent, les palynologues du Tertiaire, à la suite de K. Rudolph (1935, 252-253), se contentent de distinguer un « type *silvestris* » et un « type *haploxylon* » dont les descriptions *princeps* sont les suivantes :

— *Pinus* type « *silvestris* » : « les ailes sont plus ou moins rétrécies à leur point d'attache sur le corps, et, de ce fait, plus qu'hémisphériques et nettement distinctes du corps du grain ».

— *Pinus* type « *haploxylon* » : « les sacs se rattachent avec une plus large base, suivant leur plus grand diamètre; ils sont de ce fait hémisphériques et distincts du corps du grain seulement par leur ornementation, *de sorte que le pourtour du grain complet forme une seule ligne elliptique, ressemblant en cela à Picea* ».

A l'encontre de J. Doktorowicz-Hrebnicka (1956) et de W. Zagwijn (1960), et comme l'a fait remarquer ce dernier (*l. c.*, 63), beaucoup de chercheurs ont négligé cette dernière précision et ont inclu dans les *P. t. haploxylon* tous les grains dont les ballonnets sont à attache ample. Malgré cela, c'est cette conception large que j'ai adoptée, pour les deux raisons suivantes :

1° l'attache du ballonnet (qui détermine sa forme) et son raccordement sur le corps du grain à la face dorsale sont deux caractères distincts qu'on peut toujours séparer en vue latérale;

2° K. Rudolph a décrit son type *haploxylon* sur des grains de *Pinus* actuels [*P. cembra* L. (1) et *P. peuce* Griseb.], chez lesquels la superposition des deux caractères nets n'est que très rarement réalisée (surtout chez le premier de ces Pins).

Cette façon de concevoir le type *haploxylon* donne, moyennant l'observation du caractère emboîtant du ballonnet, des résultats plus précis bien que conformes à ceux obtenus par W. Zagwijn.

Malgré la prise en compte de nombreux caractères, les pollens de Pin n'ont pu être parfaitement identifiés (2) :

— la majorité des idéographes, trop isolés pour entrer dans un groupe et trop aberrants pour être déterminés sur un seul exemplaire, appartiennent certainement à des Pins;

— les limites séparant les groupes affines sont souvent imprécises;

— les rapprochements avec les espèces actuelles sont rarement aussi assurés que dans les autres genres.

(1) K. Rudolph s'est appuyé sur l'examen du pollen de cette espèce, pour décrire son type *haploxylon*; le nom de « *Pinus Cembra* type », créé par E. Nagy (1958, *in* W. Zagwijn, 1960) pour désigner les pollens à ballonnets à attache large mais non emboîtants, est donc assez mal choisi.

(2) Certains caractères plus fins (existence de plusieurs réseaux dans les ballonnets, par exemple), et négligés par M^me^ M. Van Campo, auraient pu être pris en considération. Leur intérêt, tout relatif d'ailleurs, ne m'étant apparu que tardivement j'ai dû y renoncer sous peine d'avoir à reprendre tout le travail déjà élaboré.

Aucun ordre d'exposition ne saurait rendre compte des affinités multiples des différentes espèces. J'ai donc adopté l'ordre alphabétique, dans le cadre de chacun des deux types classiques en analyse pollinique du Tertiaire, en réservant pour la fin les formes polliniques, dont la détermination est particulièrement fragile, et celles qui sont restées indéterminées.

Les pollens de *Pinus* n'ayant jamais été, à ce jour, déterminés spécifiquement, je n'ai pu faire référence qu'aux déterminations de macrorestes.

A. — Les pollens de Pinus *type* « silvestris ».

P. canariensis C. Smith — Corps du grain subsphérique ou en ellipsoïde très légèrement allongé ou aplati, de 55 à 65 μ de diamètre, à ballonnets relativement profonds, grands, à attache fine, non emboîtants, à exine du type 3; calotte peu étendue, épaisse le plus souvent de 4 à 6 μ, à exine du type 3, pourvue de *boursouflures nettes et constantes,* de crêtes proximales très marquées et de rebord latéral.

A la forme du corps du grain près, cette diagnose correspond à celle du *P. canariensis* par Mme M. Van Campo (*l. c.,* 75), et j'ai pu vérifier une conformité très poussée entre le type moyen des grains fossiles et le type moyen des grains de l'actuel Pin des Canaries.

L'épaisseur et les boursouflures de la calotte, la constance de la taille, qui constituent les caractères les plus saillants de ce pollen, permettent une délimitation facile du groupe des idéographes correspondant à ce Pin. Quelquefois cependant, des grains de *P. halepensis* de grande taille sont difficiles à exclure, surtout s'ils portent quelques boursouflures.

Ce groupe se situe toujours dans la partie inférieure de l'aire des idéographes du *P. mesogeensis (cf. infra),* dont les dimensions sont un peu plus variables (la taille du corps du grain atteint 68 μ); la calotte, généralement moins épaisse, est pourvue de boursouflures peu nettes et inconstantes. Cette ressemblance pollinique a été observée par C. Teixeira (1944 *a* et *b*) chez son *P. præpinaster,* dont les aiguilles et les cônes ont des caractères du *P. canariensis.*

Il est donc possible que *P. canariensis,* d'une part, *P. pinaster* et *P. mesogeensis,* de l'autre, actuellement disjoints, aient eu une origine commune antépliocène sur une aire qui a été continue jusqu'au Pliocène supérieur (H. Gaussen, 1950). Sur cette aire disloquée, les oscillations climatiques pléistocènes auraient éliminé le premier sur les continents européen et africain et les seconds aux Canaries.

Cette espèce, très proche du *P. canariensis* actuel, est importante à Mollon et encore à La Bégude; elle est pratiquement absente à Hauterives.

Quatre Pins d'Armissan (Oligocène), décrits par G. de Saporta (1860), appartiendraient, d'après H. Gaussen (1960), au groupe *canariensis-longifolia* Roxb. qui se serait manifesté peut-être dans le Miocène de Lisbonne (G. Teixeira *in* G. Gaussen, *l. c.*) et, en tout cas, au Pliocène, dans le Cantal (*P. ramesii* Saporta, Chambeuil) et au Portugal (*P. præpinaster* Teixeira, Rio Major).

P. halepensis Mill. — Corps du grain sphérique ou en ellipsoïde le plus souvent allongé, de 44 à 57 µ de longueur (en majorité entre 52 et 55 µ), à ballonnets profonds de 19 à 25 µ, globuleux, d'un volume généralement égal au demi-volume du corps du grain, à exine du type 2 ou 3; calotte épaisse de 2 à 4 µ; relativement grande, avec boursouflures inconstantes, crête et rebord.

Les pollens répondant à cette diagnose d'ensemble sont assez facilement repérables, mais, comme il a été dit plus haut, il est parfois difficile de tracer, vers les grandes tailles, la limite entre les gros grains à boursouflures et les grains de *P. canariensis*. Il en est de même vers les petites tailles avec les pollens du Pin sylvestre. Dans certains niveaux (Hauterives, partie supérieure de La Bégude), des grains identiques, mais nettement séparés par la profondeur des ballonnets, se rapprochent de ceux du *P. laricio* Poiret

Très rare à Mollon, le Pin d'Alep est régulièrement abondant à La Bégude, tandis qu'il est toujours présent, mais sporadiquement abondant, seulement à Hauterives.

Selon H. Gaussen (*l. c.*), et H. Czeczott (1954), des ancêtres du Pin d'Alep ont laissé des restes macroscopiques, depuis l'Oligocène d'Aix et d'Armissan (*P. platyptera* et *P. leptophylla* Saporta, 1866), dans le Miocène de Rochessauve [*P. consimilis* Sap. (1)], de la Baltique (Heer), d'Autriche et de Pologne et dans le Pliocène des Apennins, de la Vallée inférieure du Main et même de Bohême.

P. mesogeensis Gaussen et Fieschi — Corps du grain en ellipsoïde allongé, de 60 à 68 µ de longueur; ballonnets profonds de 18 à 20 µ, à attache assez large, d'un volume le plus souvent égal au demi-volume du corps du grain, exine à réseau net, non emboîtants; calotte relativement petite, épaisse de 2 à 4 µ, à boursouflures faibles inconstantes, à réseau très fin, à rebord net et à crête peu marquée.

Cette diagnose évoque *P. pinaster* Solander, *P. mesogeensis* Gaussen et Fieschi, *P. lambertiana* Douglas et *P. sabiniana* Douglas. Cependant, la hauteur des ballonnets est excessive pour *P. lambertiana*, la calotte trop épaisse et les crêtes trop marquées pour *P. sabiniana*. En fait, nos fossiles correspondraient exactement au pollen d'un ancêtre commun de *P. mesogeensis* et *P. pinaster*, ayant certains caractères de l'un et de l'autre (la forme des ballonnets et les boursouflures légères du premier, la taille du corps du grain et la hauteur des ballonnets du second). C'est cette interprétation que j'ai adoptée

(1) P. Grangeon (1958, 38), à la suite de N. Boulay, pense que cette espèce n'existe pas et que les écailles microspermes sur lesquelles elle est basée correspondent, en fait, à des écailles inférieures comprimées, à graines avortées, appartenant à d'autres espèces.

sous le nom du Pin actuel rappelé, dans les grains pliocènes, par les caractères les plus évidents.

Ces pollens, rares à Mollon et Hauterives, sont constants à La Bégude.

Dans l'Oligocène, le « *P. megaphylla* Sap., Saint-Jean de Garguier » a été « rapporté à *mesogeensis* » d'après H. Gaussen (*l. c.*, 212) (1).

Au Miocène, le *P. pinastroides* Ung. (vallée inf. du Main, Styrie, Grèce : H. Gaussen, *l. c.*) et, surtout, le *P. aff. pinaster* du Coiron (P. Grangeon, 1958) se situent dans la lignée du *Pinus mesogeensis* actuel; toujours d'après H. Gaussen (*l. c.*), les *P. askenasyi* Geyl. et Kink. et *P. ludwigii* Schimp., du Main inférieur, seraient voisins de *P. pinaster*.

Pinus pinea L. — Corps du grain en ellipsoïde allongé de 58 à 68 µ de longueur (moyenne et plus grand nombre aux environs de 62 µ); ballonnets petits de 20 à 30 µ de profondeur (moyenne 25 µ), à attache fine, à exine du type 3 (mailles fines donnant parfois l'impression d'un réticule plus ou moins ouvert); la calotte est mince, sans bourrelet, ni rebord, ni crêtes.

Ces derniers caractères permettent de circonscrire aisément ce type pollinique qui correspond assez exactement au *P. pinea* L. (2), dont il représente vraisemblablement un parent assez proche (3).

Ce pollen, constant à La Bégude, est accidentel à Mollon et à Hauterives.

Peu de macrofossiles ont été rapportés à cette espèce : dans l'Oligocène, « *Pityoxylon pineoides* Kraus., Girgenti Sicile, serait *Pinea* » (H. Gaussen, *l. c.*, 226); au Miocène, le *P. rhodanensis* Boul. de Rochessauve (Ardèche), « voisin de *Pinea* » *(Ibidem)*, n'est pas signalé par P. Grangeon (1958).

Pinus silvestris L. (inclus ***P. montana*** Mill.). — Corps de grain subsphérique ou en ellipsoïde aplati, de 40 à 54 µ, ballonnets profonds de 15 à 24 µ, à attache fine, relativement petits, non emboîtants, dont l'exine est du type 3 et rarement du type 2; calotte assez étendue, épaisse de 2 µ environ, à exine du type 3, à boursouflures rares, à crête proximale constante, mais à rebord rare ou peu distinct.

Ce type pollinique, très variable (*cf.* p. 668), est difficile à circonscrire aux limites supérieures des tailles, car peu de différences morphologiques le séparent des petits grains de *P. halepensis*; cette ambiguïté ne joue généralement que pour un nombre négligeable de grains.

(1) Il doit s'agir du *P. megalophylla* Sap., de Fénestrelle près d'Aubagne (*cf.* G. de Saporta, 1866, 74-75).

(2) Le dessin de M^me^ M. Van Campo (*l. c.*, tabl. XXIII) rend bien compte de l'absence de crêtes aux racines proximales des ballonnets.

(3) Les grains pliocènes sont légèrement plus gros que ceux du Pignon actuel. Cette anomalie pourrait s'expliquer en admettant que ce dernier est entièrement d'origine orientale et que le phylum d'Asie Mineure, disjoint avant le Pliocène, a été plus « conservateur » que son correspondant occidental qui n'aurait pas survécu aux vicissitudes post-pliocènes. Cette hypothèse confirmerait l'exotisme de l'espèce, admis par tous les anciens auteurs.

Parmi les variations observées, il faut noter celle qui se manifeste à Mollon, et plus rarement à Hauterives, par une concentration des idéographes correspondant à une calotte plus mince et un corps du grain toujours aplati vers les dimensions du corps du grain et de la hauteur des ballonnets les plus faibles (40-46 µ; 14-19 µ). D'après les données de B. Aytug (1962), concernant le *P. uncinata* Ramon des Pyrénées, on peut penser qu'il s'agit d'une manifestation de l'une des multiples sous-espèces du Pin de Montagne.

Abondant dans tous les niveaux des 3 localités.

Depuis le *Pityoxylon nathorsti* Conwentz, du Sénonien de Suède, les formes que l'on peut rapporter au *P. silvestris* ou au *P. uncinata* sont très nombreuses en Europe. Au Pliocène, en particulier, on peut citer le *P. silvestris pliocenica* Kink. de la vallée du Main et le « *P. silvestris* L. » du Pliocène portugais (C. Teixeira, 1952).

Pinus cf. massoniana Lambert (ou ***P. densiflora*** Sieb. et Zuc.). — Corps du grain subsphérique ou légèrement aplati, de 42 à 48 µ; ballonnets profonds de 13 à 18 µ, petits, à attache relativement large, non emboîtants, dont l'exine est du type 2 ou 3; calotte mince (moins de 2 µ), étendus, à rebord inconstant et crêtes très rares aux racines proximales.

Ces pollens sont très sensibles au gonflement dans le milieu de montage (*cf.* p. 528).

Les affinités de ce type de pollen, pourtant relativement bien individualisé et morphologiquement peu variable, sont difficiles à préciser. Je l'ai rapproché des *P. massoniana* et de *P. densiflora*, comme l'a fait J. Doktorowicz-Hrebnicka pour des pollens très semblables (1956 : pl. XIII, fig. 6 et 7; pl. XIV, fig. 1-3), bien que les pollens du premier aient des ballonnets plus hauts et ceux du second des crêtes plus prononcées.

Des restes macroscopiques provenant de localités voisines de celle ayant donné le pollen de J. Doktorowicz-Hrebnicka ont été déterminés comme *P. massoniana* par W. Szafer (1947 et 1954).

Ce pollen est présent dans les trois localités, mais il manque dans la plupart des niveaux de La Bégude.

Pinus rigida Mill. — A Mollon, dans quelques niveaux épars et parmi les grains du *P. mesogeensis*, se manifeste, vers les petites tailles du corps du grain, une entité caractérisée par des ballonnets dont l'exine est le plus souvent du type 2 et qui ont une grande profondeur. Ce type, mal individualisé, pourrait être rapporté à un Pin apparenté au *P. rigida* Miller, mais avec des réserves.

Un *P. aff. rigida* Miller est signalé par P. Grangeon (1958) dans le Miocène de Rochessauve (graines).

Pinus cf. laricio Poiret — Des grains très semblables à ceux du *P. halepensis*, mais avec des ballonnets plus profonds (24 à 28 µ) et

des bourrelets sur la calotte peut-être plus constants, semblent pouvoir être rapportés à *P. laricio* Poiret.

Présent à Hauterives et peut-être dans les niveaux élevés de La Bégude.

« Les *Laricio* n'étaient pas uniquement circumméditerranéens comme aujourd'hui. Ils avaient de lointains parents en Angleterre dès le début du Crétacé, on en a trouvé en Silésie, en Bavière, au Main et dans les régions où ils sont actuellement » (H. Gaussen, 1960, 236).

En particulier, il faut signaler le *P. junonis* Kovatts *aff. laricio* Poiret du Miocène du Coiron (P. Grangeon, 1958) et le *P. aff. laricio pliocenica* Kink. de la vallée inférieure du Main (K. Mädler, 1939).

B. — Les pollens de Pinus *type* « haploxylon ».

Pinus coulteri Don. — Corps de grain subsphérique ou en ellipsoïde aplati, de 60 à 65 μ, ballonnets à attache large, non emboîtants, relativement peu profonds (20 à 30 μ), égalant ou dépassant le demi-volume du corps du grain, exine à mailles parfois ouvertes; calotte assez étendue, mince, à réseau ouvert, avec rebord, mais à crêtes très peu marquées.

Ce type de pollen est assez bien caractérisé du fait que, parmi les *P. t. haploxylon,* il est le seul de grande taille chez lequel s'observe un angle marqué entre le corps du grain et les ballonnets.

Le *P. coulteri* Don. des « Coast ranges » de Californie est le seul à posséder un pollen très voisin de notre fossile.

Parfois abondants à Mollon, ces pollens sont rares à Hauterives et pratiquement absents à La Bégude.

Le *P. timleri* Kink., du Pliocène de Francfort, est certainement très proche de cette espèce actuellement américaine (K. Mädler, 1939). D'autre part, *P. trifolia* Miki, du Pliocène du Japon, ressemble à *P. coulteri* (H. Gaussen, *l. c.,* 216), ce qui laisse supposer une extension plus grande de la souche de ce Pin, actuellement très localisé.

Pinus cf. peuce Griseb. (ou ***P. strobus*** L.). — Corps de grain en ellipsoïde aplati de 35 ou 60 μ; ballonnets peu profonds (25 à 28 μ) d'un volume à peu près égal à la moitié de celui du corps du grain, à attache très large, parfois légèrement emboîtants, à exine du type 3; calotte mince, peu étendue, à réseau souvent ouvert avec rebord latéral et crête très prononcée.

L'ensemble des caractères est proche de celui des grains de *P. peuce* Griseb. et de *P. strobus* L., mais non parfaitement concordant; l'hypothèse de l'existence au Pliocène d'un Pin complètement disparu, allié à l'un et à l'autre, paraît satisfaisante pour expliquer ce pollen.

Assez important à Mollon, ce pollen est rare à Hauterives et pratiquement absent de La Bégude.

De nombreux restes macroscopiques ont été rapportés en Europe à des ancêtres plus ou moins directs du *P. strobus*, depuis le *Pityostrobus strobiformis* Fliche et Zeil. du Portlandien de Boulogne qui « paraît intermédiaire entre *excelsa* et *strobus* » (H. Gaussen, *l. c.*, 228), jusqu'au *P. strobus* L. *fossilis* Geyl. et Kink. de la région de Francfort (K. Mädler, 1939).

Les pollens du Pliocène rhodanien semblent indiquer l'existence d'un Pin ne faisant pas partie de l'ascendance immédiate ou directe du *P. strobus*, donc différent de son contemporain de la vallée du Main.

Pinus stellwagii Kink. (ou ***P. sect. Banksia*** Mayr.). — Grains subsphériques ou en ellipsoïde aplati, d'une longueur de 37 à 45 µ; ballonnets profonds de 14 à 20 µ, d'un volume toujours supérieur à la moitié de celui du corps du grain, à attache large, parfois plus ou moins emboîtants, à exine du type 3 (rarement 2); calotte assez réduite, très mince, plane ou rarement à légères boursouflures, à exine du type 3, à rebord presque constant mais à crêtes proximales à peine visibles.

Dans le monde vivant, seul *P. banksiana* Lambert a un pollen qui correspond à cette diagnose, à cela près que les ballonnets ne sont jamais emboîtants et moins nettement du type « *haploxylon* » que celui de notre fossile.

L'actuel *P. banksiana* étant le plus septentrional des Pins d'Amérique, où il atteint le Cercle polaire, cette détermination est surprenante dans le contexte végétal du Pliocène rhodanien. Aussi, ai-je cherché quel est le Pin actuel qui, après le *P. banksiana*, présente le plus d'affinités avec notre Pin fossile. C'est le *P. muricata* Don. des côtes de la basse Californie, dont les ballonnets sont moins souvent emboîtants, avec une exine à réticule toujours fermé, mais dont la calotte est le plus souvent pourvue des fines boursouflures quelquefois présentes sur les grains pliocènes.

Cette double affinité assez contradictoire, au moins sur le plan écologique, est exactement celle à laquelle s'est arrêté K. Mädler (1939) pour *P. stellwagii* Kink. de la basse vallée du Main. Avec R. Kräusel (1931), et malgré l'existence de « cônes très voisins de ceux de *P. muricata* », K. Mädler (*Ibidem*, 33) pense qu'on peut seulement affirmer que le *P. stellwagii* « prouve que la section *Banksia* Mayr existait au Tertiaire en Europe ».

C'est cette interprétation que j'ai voulu souligner du point de vue palynologique, en adoptant, pour ce type de pollen, le nom de *P. stellwagii*.

Ce type est présent dans les trois localités, mais il est plus fréquent dans les niveaux de Mollon et La Bégude.

Pinus type « ***haploxylon*** » indéterminés. — De nombreux grains isolés, plus ou moins « emboîtants », se rapportent à ce groupe. Deux types peuvent cependant être individualisés :

1° Corps du grain subsphérique de 28 à 36 µ de diamètre; ballonnets

profonds de 12 à 18 μ, très volumineux, à attache large, toujours emboîtants; à exine du type 3; calotte réduite, mince, sans boursouflures, à exine du type 3, à crête proximale mais sans rebord.

2° Corps du grain subsphérique ou en ellipsoïde aplati, de 32 à 42 μ de longueur; ballonnets à attache large, profonds de 15 à 20 μ, aussi volumineux que la moitié du corps du grain, toujours emboîtants, à exine du type 3; calotte très réduite, dépassant quelquefois 2 μ d'épaisseur, sans boursouflures, à exine du type 1, rebord et crête absents.

Le premier type se rencontre régulièrement dans tous les niveaux des trois localités, en petit nombre.

Le second est moins constant, mais je l'ai rencontré dans les trois localités, quoique beaucoup plus régulièrement à La Bégude qu'à Mollon et surtout qu'à Hauterives.

Tous deux n'ont, à ma connaissance, aucun équivalent dans le monde vivant, et, seuls, ils réalisent parfaitement le type « *haploxylon* » selon la définition de K. Rudolph, comme l'a déjà fait remarquer W. Zagwijn (*l. c.*, 64).

6° **Podocarpus** (*Microphotographie n° 2*).

Corps du grain subsphérique, de 24 à 45 μ de diamètre; ballonnets très profonds, très volumineux, à attaches fines, non emboîtants, exine à réseau superficiel régulier (type 3); calotte épaisse (4 μ environ) plus ou moins boursouflée, à exine du type 1, avec crêtes et rebord.

Les caractères des ballonnets n'existent pratiquement que chez les *Podocarpus*.

De plus, il est possible d'observer une particularité de l'exine des ballonnets qui, à ma connaissance, n'a jamais été clairement signalée et que je n'ai trouvée que chez les Podocarpacées actuelles ou chez les grains que j'attribue à cette famille. Lorsqu'on examine la surface des ballonnets des Podocarpacées à plat, on observe toujours, à côté des éléments de mésexine plus ou moins allongés et qui forment un réseau plus ou moins profond, des éléments isodiamétriques qui, le plus souvent, sont sans relation avec ce réseau (*Cf.* microphoto.). Ces éléments se retrouvent dans la calotte, parfois très rares et espacés (*P. neriifolia* D. Don), parfois très serrés (*P. minor* Parl. ou *P. nagy* Pilger). Cette particularité, dessinée par G. Erdtman (1957, fig. 59 : *A* et *C*; fig. 61 : *A, C, D*), n'a pas été signalée par J. Ueno dans son étude des Podocarpacées (1960 *a*), ni dans sa revue des caractères distinctifs entre cette dernière famille et les Pinacées (1960 *b*). Cependant, dans son étude de la structure fine de la membrane du pollen de Gymnospermes (1960 *c*), cet auteur a montré l'originalité de la membrane des Podocarpacées; en particulier, on remarque (20, fig. 2) des excroissances plus ou moins cylindriques de l'endosexine dans l'ectosexine, qui correspondent certainement à mes éléments isodiamétriques à la base. Le fait qu'il n'existe aucun élément comparable chez les Pinales mérite d'être souligné : cette différence de structure intime de la membrane va à l'encontre de la convergence des formes extérieures du grain qui pourrait faire croire à l'existence, entre ces deux groupes systématiques, d'une affinité directe, qui est d'ailleurs démentie par l'ensemble des caractères floraux (L. Emberger, 1960, 429 et 434).

Ces éléments isolés, vus d'abord chez les grains fossiles déjà déterminés, ont été retrouvés chez tous les grains de Podocarpacées examinés (28 espèces, 6 genres) (1) : cette détermination était ainsi solidement confirmée.

Les pollens pliocènes de *Podocarpus* correspondent vraisemblablement à 2 espèces :

— dans l'une, le corps des grains mesure de 24 à 28 μ et les boursouflures de la calotte sont peu importantes;

— dans l'autre, le corps du grain mesure de 35 à 45 μ et les boursouflures de la calotte sont plus nettes.

Aucune de ces deux « espèces » n'a pu être rapprochée des espèces examinées et le tableau donné par J. Ueno (1960 *a*) ne permet pas un rapprochement avec une des 88 espèces étudiées par cet auteur sur 150 existantes (R. Florin, 1963).

Les grains à petit diamètre sont, par contre, très semblables à ceux signalés par F. Thiergart (1940, 34, tabl. IV, fig. 9), de l'Oligocène supérieur au Pliocène dans les lignites du Rhin. Précisons, enfin, que, malgré la détermination d'un *Podocarpus kinkelini* par K. Mädler *(l. c.)*, R. Florin considère que la présence de *Podocarpus* dans le Tertiaire de l'hémisphère nord « must be regarded with considerable scepticism ». Les citations de pollens, éparses, mais assurées, semble-t-il, indiquent en tout cas que le rôle de ces Gymnospermes australes a toujours été très effacé sur notre hémisphère. Cependant, on peut penser que les *Podocarpus* ont effectivement atteint l'Europe au moment de leur extension vers le Nord, que R. Florin date du « Plio-pléistocène », et au cours de laquelle des populations ont atteint 40° de latitude nord en Extrême-Orient.

Les 2 types sont présents, mais très rares, surtout le second, dans les trois localités.

7° *Pseudolarix.*

Pollens à corps subsphérique, de 53 à 68 μ de longueur (moyenne de 60 μ environ); ballonnets peu profonds (15 à 20 μ), relativement volumineux, non emboîtants, à attache fine, à exine du type 2; calotte mince, peu étendue, parfois amincie au centre, à exine du type 1, avec rebord, sans crête ou à crête peu prononcée.

Cet ensemble de caractères, absolument singulier, correspond tout à fait à celui des pollens de *Pseudolarix amabilis* Redh. (G. Erdtman, 1957, 39, fig. 32).

Ce pollen est régulièrement présent, avec quelques lacunes seulement à Hauterives, dans les trois localités.

(1) Je suis heureux de pouvoir, ici, remercier particulièrement M^me^ M. Van Campo, qui a eu l'obligeance de mettre à ma disposition la collection des préparations de Podocarpacées du Laboratoire de Palynologie de l'E. P. H. E.

Découvert pour la première fois en Europe dans les argiles du Pliocène supérieur de Reuver (F. Florschütz, 1925), ce genre a été retrouvé (macrorestes) par K. Mädler (1939), puis par W. Szafer (1954), depuis la base du Pliocène (Huba) jusqu'à son extrême limite (Mizerma); dans ce dernier gisement les pollens atteignent même le premier interglaciaire.

Buxus.

Grains périporés, sphériques, de 24 à 28 µ de diamètre, à exine intectée réticulée, à lumières très petites (# 1 µ). Les pores irréguliers et de faible diamètre (2,5-3,5 µ) permettent de les distinguer des grains de *Liquidambar* (1).

Le matériel semble homogène, et il appartient certainement à un ancêtre proche de *Buxus sempervirens* L., le diamètre excluant, semble-t-il, *B. balearica* et *B. japonica*, signalés dans les anciens travaux de macropaléobotanique, qui ont des diamètres toujours nettement supérieurs à 30 µ (G. Erdtman, 1952, 86).

Ce pollen est rare dans les trois localités.

Carpinus.

Cf. Triporés (p. 607).

Carya.

Les pollens de *Carya*, bien que triporés (rarement tétraporés), sont facilement identifiables par leur grande taille (toujours supérieure à 35 µ) et par des pores qui ne sont jamais exactement équatoriaux.

Au sein de ces pollens, dont le contour équatorial, l'épaisseur de l'exine et la répartition des pores sont très variables, il est possible de distinguer deux types :

— des grains de petite taille (35 à 43,5 µ), à contour triangulaire-arrondi régulier, à exine mince et épaississement équatorial faible ($\leqslant$ 3 µ), à pores presque équatoriaux;

— des grains plus gros (38 à 48 µ), à contour moins radio-symétrique, à exine plus nettement épaissie à l'équateur (2,5 à 4 µ), à pores nettement non équatoriaux.

Le *premier type* semble correspondre au « Groupe I » reconnu par A. Stachurska (1961), qui comprend *C. aquatica* Nutt. et *C. pecan*

(1) K. Faegri et J. Iversen (1950, 146) invoquent aussi l'existence d'un rebord autour des pores de *Liquidambar* : ce caractère n'est pas assez constant, dans notre matériel fossile, pour être retenu (*cf.* p. 584).

Engl. et Graeb. Le problème se pose de savoir s'il s'agit du type que W. Zagwijn (1960) a isolé de la masse des pollens de *Carya*. Cet auteur dit bien : « the exine was rather thin and the pores were situated more or less in the equatorial plane », mais il ajoute : « these later type have been found especially in Early Pleistocene interglacial », alors que *C. aquatica* et *C. pecan* sont, surtout le premier, les *Carya* actuels les plus méridionaux (C. S. Sargent, 1933) : on devrait donc les trouver au moins aussi abondamment au Pliocène. L'écologie très particulière du *C. aquatica*, susceptible de résister à de longues submersions, explique peut-être cette contradiction (*cf.* p. 654).

Le *deuxième type* est hétérogène, mais il est impossible de circonscrire, et, *a fortiori*, de déterminer, les différents *taxa* qu'il recouvre. Parmi les huit espèces de ce groupe, étudiées par A. Stachurska (*l. c.*, 130), trois ont des tailles nettement supérieures à celle de nos fossiles et une plus grande épaisseur de l'exine. Cependant, nos grains présentent des affinités égales avec les cinq espèces restantes (*C. cordiformis* K. Koch, *C. myristicæformis* Nutt., *C. tomentosa* Nutt., *C. glabra* Sweet. et, même, *C. ovata* K. Koch). Il faut remarquer que les paléobotanistes ayant travaillé dans la région se sont trouvés dans le même embarras (L. Laurent, 1908; G. Depape, 1922; P. Grangeon, 1958) à propos du *C. minor* Sap. et Marion, tandis que K. Mädler *(l. c.)* décrit, à côté d'un *C. tomentosa* Nutt. *fossilis*, trois « espèces » entièrement fossiles.

Si l'on élimine la possibilité d'une parenté de nos fossiles avec les *Carya* récemment découverts en Chine méridionale, inconnus palynologiquement et provisoirement inaccessibles, l'ensemble des données conduit à envisager soit une évolution importante pour une partie du genre depuis le Pliocène, soit l'existence en Europe, pendant cette période, à côté de types qui ont survécu en Amérique, de types particuliers entièrement fossiles.

Les deux types sont présents dans les trois gisements, mais le second est absent au sommet d'Hauterives.

Castanea.

Grains tricolporés, prolés (16-18 × 12,5-14 µ); exine tectée, à intraréticulation très fine et irrégulière (lisse-scabre), et endexine fine; ectoapertures longues (indice polaire # 0,3) et endoapertures en sillon transversal ovale-rectangulaire.

Ainsi décrit, le pollen de *Castanea*, apparemment homogène, n'existe qu'à La Bégude; il représente certainement un ancêtre direct du *C. sativa* Scop. actuel.

De nombreux pollens, tricolporés (ou tricolpés ?), de petite taille, plus ou moins rugulés bien que lisses, se rencontrent dans nos trois localités à presque tous les niveaux. Certains représentent peut-être des *Castanea* (*C. dentata* Borkh.) ou des

Castanopsis, mais beaucoup, qui ont un indice polaire supérieur à 0,3, et surtout ceux à forme méridienne cylindracée, sont certainement des Légumineuses. Ils ont été rangés sous le vocable morphographique de *Tricolporopollenites cingulum* (R. Pot.) Th. et Pf. (*cf.* p. 615), car leur véritable nature reste à préciser.

Cedrus.

Cf. Bi-ailés (p. 559).

Celastracées (Microphotographie n° 3).

Grains tricolporés, subprolés (24-26,4 × 16,6-21 μ), tectés (exine amincie vers les apertures, de 2 μ environ d'épaisseur maximum, ectexine égale au double de l'endexine), réticulés (lumières de diamètre croissant vers les pôles), dont l'indice polaire est nettement supérieur à 0,5, et chez lesquels l'endoaperture, arrondie, se situe sur un décollement équatorial de l'endexine qui s'évase vers l'équateur à partir d'une certaine distance des extrémités de l'ectoaperture légèrement arrondie.

Aucun pollen fossile semblable n'est connu. J'ai cru pouvoir rapporter ces grains, avec une bonne certitude, au genre *Celastrus*, mais n'ayant pu voir suffisamment d'espèces de ce genre, il m'est impossible de donner une détermination spécifique. Rien ne s'oppose, cependant, à évoquer une parenté assez proche avec le *C. cassinoides* L'Hér. des Canaries auquel a été rapporté (G. Depape, 1922) le *C. gardonensis* Sap. et Marion, des gisements macrofloristiques de Saint-Martel-d'Ardèche, Vacquières et Théziers.

Présents à La Bégude et peut-être à Mollon.

Chamæcyparis.

Cf. Cupressacées (p. 575).

Chenopodiacées.

Pollens périporés (nombreux pores, régulièrement disséminés sur toute la surface du grain), sphériques, à exine tectée, finement réticulée, facilement repérables (1).

(1) Il est parfois difficile de distinguer les pollens de Chenopodiacées de ceux de Caryophyllacées et d'Amaranthacées, lorsque le nombre de pores est compris entre 26 et 40. N'ayant observé aucun grain possédant moins de 38 pores ou des pores irrégulièrement distribués, je pense que ces deux dernières familles ne sont pas représentées parmi nos fossiles.

Il s'agit d'un matériel toujours hétérogène, sous un aspect particulièrement monotone. Dans trois niveaux de La Bégude (12, 20, 33), j'ai étudié, sur cent grains, les variations des caractères suivants : diamètre des grains, structure de l'exine interaperturale, nombre de pores, diamètre des pores, netteté des bords et forme du contour des pores, structure de la membrane des pores. Les caractères de l'exine n'ont présenté aucun intérêt et les variations de nombreux caractères sont pratiquement continues chez 20 % des grains. Parmi les restants, on peut dégager les trois types principaux suivants (par ordre de fréquence croissante) :

1° grains de 28 à 35 μ; 45 à 54 pores de 4 à 5,5 μ de diamètre, allongés, à bords peu marqués et à exine légèrement ponctuée;

2° grains de 24 à 30 μ; 39 à 46 pores très ronds et à bords marqués, de 3 à 4,5 μ de diamètre, à exine lisse;

3° grains de 19 à 25 μ; 38 à 44 pores arrondis et nets, de 1,5 à 2,5 μ de diamètre, à exine très fortement ponctuée.

Malgré les résultats excellents dont fait état Kh. Monoszone (1957), il est vrai pour des sédiments récents, cette analyse ne m'a guère permis une approche botanique satisfaisante, car chacun des types morphologiques mis en évidence est artificiel et correspond, d'après la littérature (P. Wodehouse, 1935; G. Erdtman, 1943 et 1952; J. M. Pla Dalmáu, 1961) et une étude personnelle, à plusieurs genres. Je crois, cependant, que les genres *Atriplex* et *Chenopodium* constituent la masse des pollens des types 2 et 3 dont, par ailleurs, les variations de fréquence sont celles de pollens de plantes liées à un édaphisme particulier. Le genre *Atriplex* est parfaitement connu du Pliocène du Massif Central (L. Laurent, 1911 *b*). Au contraire, dans les trois niveaux étudiés, les pollens du type 1 sont beaucoup plus constants, particulièrement au regard de la fréquence des pollens d'hygrophiles, et il n'est pas sans intérêt de noter que, parmi les plantes actuelles, c'est dans le genre *Kochia* que se trouve le pollen le plus proche de nos fossiles (*K. scoparia* Schrad. et *K. arenaria* Roth, par exemple).

Ces pollens, présents dans presque tous les niveaux des trois localités, peuvent atteindre une fréquence importante (34 % du total des pollens comptés dans un niveau de La Bégude).

Composées.

Dans l'impossibilité de déterminer plus exactement les pollens de cette famille, on peut y distinguer un type de pollen de Tubuliflores (tricolporés, échinulés) et de Liguliflores (tricolporés, échinolophés, pourvus de lacunes).

Très rares, erratiques et sans signification, ces deux types de pollens se trouvent dans quelques niveaux des trois localités.

Corylus.

Cf. Triporés (p. 607).

Crucifères.

Ont été rapportés à cette famille des pollens tricolpés, plus ou moins sphéroïdaux, de 22 à 28 μ de diamètre, réticulés et muritectés. Extrêmement rares dans les trois localités, ils représentent évidemment plusieurs genres et espèces qui sont absolument indéterminables.

Cupressacées.

L'identification des pollens de cette famille est particulièrement difficile. Théoriquement, leur diamètre inférieur à 60 μ, l'absence de ligule, leur exine intectée, leur forme régulière et l'absence de toute apparence de réticulation, sont des caractères qui permettent de les distinguer des pollens de *Larix*, de *Pseudotsuga*, de Taxodiacées, de Cypéracées, de Peupliers et de Taxacées. En fait, ces caractères sont mal visibles sur les grains fossiles qui sont souvent éclatés, pliés, voire érodés. C'est ainsi que, d'une manière générale, les pollens de Cupressacées constituent un contingent important des « indéterminés ». Ceci, joint au fait qu'il est souvent impossible de préciser la détermination au-delà de la famille (1), justifie la manière de faire de W. Zagwijn (1960), qui exclut ces pollens de la somme de base, exemple que j'ai suivi. Les macropaléobotanistes ont d'ailleurs éprouvé de grandes difficultés avec cette famille et peu de déterminations les concernant sont assurées (R. Florin, 1963, 220 et 224).

Cependant, dans l'optique de ce travail, il n'est pas sans intérêt de tirer le meilleur parti possible des grains dont la conservation permet d'affirmer, sans aucun doute, qu'ils appartiennent à des Cupressacées, même si, parmi eux, beaucoup ne peuvent être identifiés plus précisément. Ainsi, l'étude détaillée comparative de notre matériel permet de distinguer :

1° Dans quelques niveaux de La Bégude, des grains dont l'exine, pourtant intectée, présente en surface des boursouflures telles que G. Erdtman les a figurées chez *Chamæcyparis pisifera* Endl. (1957, 26, fig. A). Ces grains ont un diamètre de 31 à 37 μ, et les granulations de l'exine, relativement grosses (0,8 μ de diamètre), sont rares et réparties très régulièrement. Cet ensemble de caractères semble assez constant chez douze grains bien conservés, et il correspond à l'ensemble des caractères de *Ch. lawsoniana* Parl., dont la présence à La Bégude semble ainsi très vraisemblable. Des grains semblables ont été trouvés dans les deux autres localités. Bien que les déterminations de macrorestes de *Chamæcyparis* (A. Straus, 1952) ne soient pas très sûres, la palynologie semble confirmer l'opinion de R. Florin (1963, 222) : « It may moreover have been widespread in Europe from the early Tertiary to the close of this period ».

2° Par ailleurs, des grains à granulations importantes, rares et irrégulièrement réparties, d'un diamètre compris entre 28 et 35 μ, sont tout à fait comparables aux pollens de *Cupressus sempervirens* L., *Tetraclinis articulata* Masters et *Cupressus*

(1) « A de petites différences près, tous les pollens de Cupressacées se ressemblent » (M. Van Campo, 1953, 1).

torulosa Don. Cet ensemble de caractères pour des grains de cette dimension (M. Van Campo, *l. c.*) se trouve aussi chez *Cupressus arizonica* Greene (quoique légèrement plus petit), chez *Juniperus fœtidissima* Willd. et *J. mexicana* Schl. et Cham. Le fait que certains grains avec des granulations particulièrement grosses (1 µ de diamètre, environ) ressemblent parfaitement à ceux du *Tetraclinis*, bien connu d'Europe occidentale (Italie, Francfort, vallée du Rhône) au Pliocène par des restes macroscopiques (G. Depape, 1928), ainsi que la nature des spectres dans lesquels ils abondent, m'a conduit à les grouper sous le nom de « *Cupressacées méditerranéennes* », étant entendu que *Tetraclinis* en fait toujours partie, mais que d'autres Cupressacées (1) actuellement périméditerranéennes peuvent s'y ajouter. Cet ensemble se trouve dans les trois localités.

3° A Mollon et Hauterives, des grains de 22 à 27 µ de diamètre, dont les granulations sont rares et régulièrement distribuées, ont pu être rattachés au *J. communis* L.

Enfin, dans la masse des autres grains de Cupressacées, il n'est possible de distinguer aucune forme particulière : les diamètres vont de 20 à 37 µ et la densité, la répartition, le diamètre des granulations présentent une large gamme de variations continues. Le genre *Juniperus* y est certainement représenté par plusieurs espèces et aucun argument palynologique ne permet d'exclure les *Libocedrus* et *Thuya*.

Le genre *Libocedrus* a laissé des macrorestes à Francfort (K. Mädler, 1939) (2). Les *Juniperus* sont connus du Pliocène de l'Europe moyenne (A. Straus, 1952; W. Szafer, 1954), tandis que l'existence du *Thuya*, malgré les déterminations de K. Mädler et A. Straus, dans le passé de l'Europe, reste problématique puisqu'on ne peut parler, en toute certitude, que de « vegetatively more or less *Thuya*-like conifers » (R. Florin, *l. c.*, 224).

Cypéracées.

Pollens à contours irréguliers, pourvus d'un pore mal délimité, à extrémité large. La difficulté d'observation de l'aperture peut faire classer ces pollens parmi les inaperturés, mais leur forme irrégulière et leur exine tectée permettent de les identifier, même si le « poroïde » est invisible. Très variables d'aspect et de taille, nos fossiles représentent certainement une foule d'espèces et de genres. La monotonie pollinique de cette famille, qui s'accompagne d'une grande variabilité de taille au sein des genres et même des espèces, interdit toute détermination.

Nos fossiles, présents dans tous les gisements, sont surtout abondants à La Bégude et Mollon. Les Cypéracées sont bien connues de nombreux gisements du Pliocène (feuilles et graines).

Davallia.

Trois spores monolètes (dont deux en mauvais état) de $40 \times 50 \times 30$ µ, ornées de très grosses verrues (diamètre de base : 10 à 12 µ; hauteur : 7 à 8 µ) éparses, constituées par des expansions homogènes

(1) A Théziers, des macrorestes d'un *Cupressus aff. sempervirens* ont été reconnus par Depape.

(2) En Europe orientale, où il était fréquent au Miocène, il disparaît au Pliocène (R. Givulescu, 1962).

de l'ectexine, nous ont paru appartenir au genre *Davallia*. Elles sont très semblables aux spores de *D. canariensis* Sm. actuelles.

Ces spores ont été trouvées dans un seul niveau de La Bégude. Le genre n'a laissé aucune autre trace dans le Pliocène européen.

Drosera (Microphotographie n° 4).

Une seule tétrade de pollens (diamètre total de 61 µ), stéphanoporés, échinulés (échinules en forme de tronc de cône surmonté d'une pointe plus obtuse), représente le genre dans un niveau de Gévrieux.

C'est, à ma connaissance, la première fois que ce genre est signalé dans le Pliocène européen.

Elatine.

Grains tricolpés (sillons à constriction équatoriale et ébauche d'endoaperture), subprolés (20 à 22 × 16 à 18 µ), tectés (columelles très fines, à peine discernables), fossulo-réticulés. Ces grains appartiennent sûrement à ce genre et ne permettent aucune détermination spécifique. Ils sont relativement abondants dans certains niveaux de La Bégude, rarissimes dans certains niveaux à Mollon.

Engelhardtia.

Cf. Triporés (p. 608).

Ericacées.

Les tétrades d'Ericacées, très facilement identifiables, représentent un ensemble hétérogène, dans presque tous les niveaux.

Même en utilisant le travail de F. Oldfield (1959), de rares tétrades seulement sont déterminables, et plutôt grâce à des particularités qualitatives (1) :

1° Des tétrades à épaississement polaire net, à exine clairement pluristratifiée, appartiennent au genre *Rhododendron*. Leur taille (« D » d'Oldfield, *l. c.*, 22), comprise entre 52 et 58 µ, évoque, parmi les espèces actuelles que j'ai pu examiner, le *R. ponticum* L.; il peut s'agir aussi d'une des nombreuses espèces actuelles asiatiques ou américaines.

Présentes à Mollon et Hauterives.

(1) Les tétrades sont difficiles à déplacer sous la lamelle et toutes les mensurations ne sont pas réalisables.

2° Des tétrades de grande taille aussi (48<D<55 µ), à exine très faiblement granuleuse, sont à rapporter au genre *Arbutus*.

Trouvées sporadiquement à Mollon et La Bégude.

La masse des autres tétrades (90 % au moins) semble, par ailleurs, correspondre au genre *Erica* ou, pour une part très faible, au genre *Calluna*.

Présentes dans tous les gisements.

Eucommia (*Microphotographie n° 5*).

Grains prolés (40 à 43 µ × 30 à 34 µ), tricolpés, sinusaperturés, à sillons courts (indice polaire : 0,38) et inégaux, à exine lisse et pratiquement homogène. L'inégale longueur des sillons constitue le trait le plus caractéristique.

Nos fossiles trouvés dans deux niveaux de la base de Mollon et à Gévrieux correspondent assez exactement aux pollens d'*Eucommia* pliocènes décrits par W. Zagwijn (*l. c.*), mais les mensurations, légèrement plus petites, se rapprochent plus de celles du pollen d'*E. ulmoides* Oliv. actuel (G. Erdtman, 1952, 165), bien que l'exine semble plus lisse et la marge des sillons moins irrégulière que chez ce dernier. Ce sont là des caractères relativement marqués, mais insuffisants pour déterminer si ce pollen doit être rapporté à un ancêtre pliocène d'*E. ulmoides* Oliv. ou à *E. europæa* Mädler connus tous deux du Pliocène (W. Szafer, 1951 et 1954; P. Grangeon, 1958).

Euryale.

Cf. Nymphéacées (p. 586).

Fagus (*Microphotographie n° 6*).

Pollens tricolporés, subsphériques, d'un diamètre équatorial de 33,8 µ en moyenne (diam. extrêmes = 30-35 µ, mesurés sur 30 grains de La Bégude); contour équatorial nettement rond et *intercolpi* toujours convexes; indice polaire voisin de 1/2. Endexine et ectexine peu distinctes, exine scabre relativement épaisse (1,9 à 2 µ) et souvent légèrement épaissie vers l'extérieur, le long du sillon.

Ce pollen est plus petit que celui de *F. silvatica* actuel, dont il s'éloigne par tous les caractères les plus fréquents de l'exine. Cependant, une certaine marge de variations dans la taille et la conformation des grains tend à amoindrir ces différences, sans permettre toutefois de distinguer plusieurs *taxa* dans chaque niveau (p. 678-679).

Parmi les fossiles, notre Hêtre se rattache aux petites formes connues depuis l'Eocène (R. Potonié, 1934, 62) jusqu'à Tertiaire récent (P. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953, 105) et même au Pléistocène inférieur (W. Zagwijn, 1960, 62). Mais il ne peut s'agir du *F. ferruginea* Ait., trouvé par ce dernier auteur, dont le contour est subtriangulaire (source de confusion avec *Nyssa* : R. Potonié, *l. c.*) et l'exine beaucoup plus mince, tandis que l'indice polaire est compris entre 1/2 et 2/5 (R. Wodehouse, 1935, 380).

Les Hêtres de l'Extrême-Orient sont beaucoup plus petits (28,5 μ), leur pores sont vestibulés et la marge du sillon pourvue d'un épaississement interne de l'exine, selon I. Pokrovskaia (1958, 201). Au contraire, en accord avec la description donnée par cet auteur de *F. orientalis* Lipsky, nous trouvons l'épaississement vers l'extérieur de la marge (*cf.* microphotographie) et le dédoublement indistinct de l'exine. L'ornementation scabre de l'exine, qui est très fine et peu nette chez *F. orientalis*, est difficile à observer sur nos grains fossiles, mais beaucoup sont érodés. Cependant, les caractères essentiels font penser que, parmi toutes les formes actuelles du *Fagus*, c'est au *F. orientalis* que le Hêtre du Pliocène de la vallée du Rhône ressemble le plus. Les conclusions de l'étude des variations verticales de ces pollens permettront de préciser ce point de vue.

Les pollens de *Fagus* se rencontrent dans les trois localités étudiées.

Fraxinus cf. ornus L.

Pollens tricolpés, réticulés (diamètre des lumières légèrement supérieur à 2 μ), muritectés, subsphéroïdaux (P compris entre 24,5 μ et 26,5 μ; E compris entre 22,5μ et 24 μ), sans marge; ils peuvent être distingués des autres pollens d'Oléacées par la présence d'un pore (presque toujours bien individualisé) associé à un indice polaire inférieur à 0,33 (voisin de 0,30) et à un réticule très grossier.

Malgré une taille légèrement inférieure et une exine plus mince (2 μ), ces pollens sont très proches de ceux du *F. ornus* L. actuel (J. Aubert et H. et J. Charpin, 1959), dont les formes ancestrales sont connues du Miocène de l'Ardèche (P. Grangeon, 1958) et du Cantal (P. Marty, 1903), et du Pliocène de Saint-Marcel-l'Ardèche (G. Depape, 1922).

Aucun de ces pollens n'est tétracolpé; cependant, W. Zagwijn a remarqué que les pollens de Frêne du Tertiaire le sont souvent, alors que ceux du Pléistocène sont toujours tricolpés. Du fait que je n'ai individualisé, dans la masse des pollens d'Oléacées, que les pollens de *F. cf. ornus*, nous retrouverons cette tétracolpie dans la partie de cette étude réservée à cette famille (p. 587).

Les pollens de *F. cf. ornus* sont présents dans nos trois localités.

Ginkyo (1) *(Microphotographie n° 7).*

Pollens monocolpés, en forme d'ellipsoïde effilé aux extrémités (P compris entre 14 et 18 μ; E compris entre 27 et 32 μ), exine lisse ou finement chagrinée, épaisse de 1 μ environ; le sillon, très large, a des extrémités arrondies et des bords légèrement ondulants.

Rares à La Bégude, ces pollens ont été trouvés en abondance dans un niveau d'un affleurement voisin de Saint-Geniès-de-Comolas (Gard), dont l'étude n'a pas été achevée à cause de l'imprécision de sa position stratigraphique.

Ces fossiles sont extrêmement semblables au pollen de l'actuel *Ginkyo biloba* L. (R. Wodehouse, 1935; M. Kedves, 1961). Ils peuvent être rapportés aussi aux petites formes de *Monocolpopollenites zievelensis* Pf. (D. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953), souvent signalé en Europe moyenne du Tertiaire ancien, et même jusqu'au Pliocène en Grèce (H. Weyland et H. D. Pflug, 1957; H. Weyland *et al.*, 1960), et unanimement considéré comme un reste de Ginkyoïnée.

Les restes macroscopiques de *G. biloba* L. connus de Francfort-sur-le-Main (K. Mädler, 1939), du Massif Central et de la vallée du Rhône (G. Depape, 1949) soutiennent la détermination de ces pollens fossiles.

Glyptostrobus.

Cf. Taxodiacées (p. 602).

Graminées.

Pollens monoporés, sphéroïdaux, de taille très variable (20 à 35 μ de diamètre). J'ai rencontré quelques rares pollens plus gros (30 à 45 μ de diamètre) qui sont tous sphériques et dont le diamètre du pore est toujours inférieur à 3 μ : il ne s'agit pas du type céréale (« Getreide-type », F. Firbas, 1937) tel qu'on l'observe actuellement, mais plutôt de grandes formes du type graminées sauvages.

Pollens fréquents dans tous les niveaux.

Hydrocotyle.

Cf. Ombellifères (p. 588).

(1) Cette transcription est seule fondée étymologiquement (L. Emberger, 1960, 282).

Ilex (Microphotographie n° 8).

Pollens tricolpés (sillons étranglés à l'équateur), prolés; l'exine épaisse est formée d'une endexine homogène (1,5 µ) portant des clavules de grandes dimensions (diamètre maximum : 4,2 µ; hauteur : 3,7 µ) mêlées à des clavules plus petites qui se concentrent autour des sillons.

Morphologiquement homogène et absolument identique aux pollens de Houx, notre matériel fossile montre une variation continue de taille : diamètre polaire compris entre 45 et 56 µ, diamètre équatorial entre 27 et 36 µ. On peut expliquer une telle variation en admettant qu'il s'agit d'un mélange constant de pollens d'*I. canariensis* Poir. et de *I. aquifolium* L.

D'autre part, il faut signaler l'absence de grains de petite taille (moins de 40 µ), que l'on pouvait attendre sur la foi des anciennes déterminations de Houx orientaux ou américains du Miocène de l'Ardèche (P. Grangeon, 1958, 126). En tout cas, seul *I. canariensis* possède un pollen assez gros pour être comparable à nos plus gros pollens. Cette espèce n'a jamais été signalée au Pliocène en Europe par des palynologues, mais elle a laissé des feuilles à Meximieux (G. de Saporta et A. F. Marion, 1876), à Théziers et Saint-Marcel-d'Ardèche (G. Depape, 1922), *I. aquifolium* étant connu par des pollens (W. Zagwijn, 1960) et des macrofossiles (G. Depape, 1922; K. Mädler, 1939). L'absence d'un hiatus dans les tailles ne permet pas de préciser l'importance relative de ces espèces, mais à Mollon, comme à La Bégude, les pollens voisins de 50 µ (*cf.* microphotographie) sont régulièrement plus rares qu'à Hauterives.

Joncacées.

Grains subsphériques (diamètre entre 24 et 32 µ) ou plus ou moins prismatiques, toujours froissés et pliés, ces pollens inaperturés, à exine très fine lisse-scabre (intectée ?), seraient parfaitement indéterminables, si une fraction importante ne se rencontrait sous forme de tétrades tétraédriques plus ou moins désagrégées par la préparation. Les Joncacées peuvent représenter une part importante des inaperturés indéterminés, dans les niveaux où les tétrades sont très désagrégées.

Erratiques dans tous les niveaux, les pollens de Juncacées atteignent des fréquences importantes (26 %) dans certains niveaux de la Bégude.

Juniperus cf. communis.

Cf. Cupressacées (p. 575).

Juglans.

Grains sphéroïdaux-aplatis de 35 à 55 μ de grand diamètre, périporés (diamètre de pores : 7 à 15 μ) à pores nettement annelés-aspidés, répartis sur un seul hémisphère.

A l'exception de quelques grains provenant de Mollon et La Bégude, les pollens de *Juglans* ont un contour équatorial très irrégulier, possèdent 10 à 15 pores et sont tout à fait conformes à ceux du *J. regia* L. actuel, dont ils représentent certainement un ancêtre assez direct. Ils sont présents dans nos trois gisements.

Dans plusieurs niveaux de la Bégude et plus rarement à Mollon, se trouvent des grains d'un diamètre de 35 à 40 μ qui sont pratiquement stéphanoporés, avec 7 à 10 pores, dont un ou deux seulement sont situés hors de l'équateur. Certains *Pterocarya* asiatiques (*P. rhoifolia* Sieb. et Zuc., par exemple) ont une morphologie pollinique de ce type et, d'autre part, les *J. cinerea* L. et *J. sieboldiana* Maxim. présentent une répartition des pores identiques (A. Stachurska, 1961). Deux faits m'ont permis de penser qu'en réalité il s'agissait de *Juglans :*

— le contour équatorial est arrondi (du fait de la faible épaisseur et de la grande largeur des anneaux) ;

— j'ai pu mesurer, en faisant tourner les grains, le diamètre polaire, qui est beaucoup trop grand pour un *Pterocarya* (P/E$\geqslant$ 3/8).

Ainsi, j'ai pu ramener au genre *Juglans* certains grains parfaitement stéphanoporés et qui, malgré un contour équatorial arrondi, avaient d'abord été rapportés au genre *Pterocarya.*

Aucun argument palynologique ne permet de choisir entre *J. cinerea* et *J. sieboldiana*; cependant, des fruits appartenant au premier ont été trouvés, par G. Depape (1920 et 1922), dans le gisement proche de Saint-Marcel-d'Ardèche, et ceci permet de penser que nos pollens appartiennent au moins en partie à cette espèce.

Keteleeria.

Cf. Bi-ailés (p. 559).

Labiées.

Grains tricolpés (sillons de forme régulière, sans étranglement équatorial), subsphéroïdaux-prolés (P compris entre 26 et 35 μ; E compris entre 22 et 28 μ), réticulés (réticule régulier, diamètre des lumières nettement inférieur à 1 μ), tectés, à indice polaire faible (moins de 1/10).

Ce type de pollen correspond certainement à plusieurs genres; la détermination proposée, qui devrait au moins être précisée, est elle-même sujette à révision. J'ai cru cependant devoir l'avancer, sur la base de sa ressemblance avec certains

Ajuga par exemple, car il s'agit d'un type nettement individualisé, et aucun type semblable n'a été signalé dans le Tertiaire d'Europe (la structure de l'exine des *Platanus* et *Salix* est bien différente).

Sporadiques dans les trois localités.

Larix.

De rares pollens éclatés et pliés, mais manifestement sphéroïdaux, d'un diamètre compris entre 50 et 80 μ, constitués par une exine mince et lisse, ont été rapportés à ce genre, l'existence d'endospores sphériques et alètes de cette taille étant peu vraisemblable. Leur taille, inférieure à 80 μ, et l'absence de toute ornementation permettent de les distinguer des autres *Inaperturopollenites magnus* (R. Pot.) Th. et Pflug, qui correspondent vraisemblablement à des *Pseudotsuga*.

Les pollens de *Larix*, dont l'espèce ne peut être précisée, ont été rencontrés à Mollon et Hauterives seulement.

Les pollens de Mélèze ont été signalés du Pliocène au Gurp (Gironde), par MM. Paquereau et M. Schœller (1959), et en Hollande par W. Zagwijn. Les restes macroscopiques les plus proches proviennent de Francfort-sur-le-Main (K. Mädler, 1939).

Légumineuses.

Pollens tricolporés, prolés (48-52 × 28-32 μ), muritectés, réticulés (mur infrabaculé, à baccules imperceptibles de 0,6 μ de hauteur) à mailles irrégulières dans leur contour et leurs dimensions (1,5 μ de diamètre maximum), se réduisant vers le sillon. L'endoaperture est allongée dans le sens équatorial (5 μ au maximum), l'ectoaperture est longue (indice polaire : 0,15) et marginée (zone marginale non réticulée).

Ce type pollinique est voisin du *Tricolporopollenites edmundii* (R. Pot) Th. et Pflug, mais il s'en distingue par la structure de la réticulation de l'exine. Par contre, il ressemble à celui du genre *Lathyrus*, mais en l'absence de monographie de la famille, même une détermination générique serait hasardée. Ce type est présent à Mollon seulement.

Par ailleurs, dans toutes les localités sont présents les *Tricolporopollenites cingulum* (R. Pot) Th. et Pflug (cf. p. 573 et p. 615), dont une partie au moins correspond vraisemblablement à des Légumineuses (plusieurs espèces de *Coronilla*, *Dorycnium*, *Ononis*... actuelles ont des pollens très semblables).

Liquidambar (*Microphotographie n° 9*).

Pollens subsphériques (33 à 42 µ), périporés (12 à 15 pores), à exine tectée (ectexine intrabaculée). Ces pollens se présentent sous deux formes :

1° Pollens de 33 à 40 µ; 12 à 15 pores elliptiques (la structure de la membrane des pores est difficilement visible), de 5,8-6,5 × 4-5 µ de diamètre, à bords nets (*cf.* microphotographie), exine épaisse de 2 µ en moyenne (1,8-2,2), ectexine plus épaisse que l'endexine constituée par un tectum épais dont les columelles, de 0,3 µ ou moins de diamètre, forment le mur d'un réticule dont les lumières ont environ 0,7 µ de diamètre.

2° Pollens de 38 à 42 µ; 12 à 15 pores arrondis à bords frangés, de 5,5 à 6,8 µ de diamètre, exine épaisse de 1,6 µ en moyenne (1,4-1,8 µ), de même structure que celle du premier type mais avec des columelles légèrement plus épaisses et des lumières plus réduites (0,4 µ environ), qui donnent une ornementation scabre-fovéolée plutôt que nettement réticulée.

La première forme doit être rapportée au *L. orientalis* Mill. (S. T. Chang, 1958), dont elle est extrêmement proche, bien que quelques grains présentent, par rapport au pollen de cette espèce, des différences dont la signification sera étudiée ultérieurement (p. 674).

La seconde ressemble beaucoup au pollen de *L. styraciflua* L., mais avec un diamètre inférieur des pores et une exine plus mince. Pour des raisons qui seront examinées dans le chapitre V, elle est désignée sous le nom de *L. europæum*, bien qu'elle ne corresponde certainement qu'à une partie des macrorestes cités si souvent dans les gisements pliocènes d'Europe sous le nom « *L. europæum* Al. Br. ».

La détermination spécifique des pollens de *Liquidambar* n'est généralement pas avancée dans les analyses polliniques du Tertiaire.

Les deux formes sont présentes à Mollon; à La Bégude *L. orientalis* est très rare, tandis qu'il se trouve seul à Hauterives.

Liriodendron (*Microphotographie n° 10*).

Pollens monocolpés, de grandes dimensions (66 × 55 µ), fusiformes, aplatis sur la face distale. L'exine, d'une épaisseur de 3 µ, tectée, est fortement scabre, mais elle présente une ornementation très grossière et irrégulière tout à fait originale : « the rugged, coarse appearance that these grains present is unique and serves to distinguish them from all other monocolpate grains that I have seen » (R. Wodehouse, 1935, 333).

C'est la première fois que ce pollen, trouvé seulement à Mollon, est

signalé au Pliocène en Europe, où les Tulipiers ont laissé de nombreux restes de feuilles et de fruits depuis l'Eocène jusqu'au début du Quaternaire (G. Depape, 1954).

Les dimensions de ce fossile sont supérieures à celles du pollen de l'espèce actuelle, mais l'aplatissement explique cette différence; les verrues sont légèrement plus régulières et plus serrées, mais un grand nombre de grains serait nécessaire pour affirmer que le Tulipier rhodanien du Pliocène s'est écarté du type, unique malgré quelques variations de détail, qui a constitué, depuis le Crétacé, la souche de l'espèce actuelle (G. Depape, *Ibid.*).

Lonicera (Microphotographie n° 11).

Pollens aplatis, de grande taille (E compris entre 78 et 84 µ, P compris entre 24 et 30 µ), à contour équatorial triangulaire arrondi, tricolporés, angulaperturés, à sillons largement ouverts (largeur équatoriale : 10 µ), courts (indice polaire voisin de 0,56), dépassant à peine les endo-apertures qui sont allongées dans le sens équatorial (grand diamètre voisin de 30 µ). L'exine tectée est formée d'une endexine de 1,2 µ d'épaisseur et d'une ectexine de 2,6 µ d'épaisseur intrabaculée (diamètre des baccules 0,7 µ) portant des échinules de 1,8 µ de hauteur et de 0,8-1 µ de diamètre, espacées (40 échinules environ, par hémisphère).

Vu le grand nombre d'espèces dans le genre, il est impossible de préciser l'identité de ce pollen, dont trois exemplaires seulement ont été trouvés dans un niveau élevé de Mollon. C'est, à ma connaissance, la première mention de *Lonicera* à l'état fossile.

Lycopodium.

Repérées facilement grâce à l'absence d'ornementation sur la plus grande partie de la face proximale, les spores de *Lycopodium* rencontrées se caractérisent par un contour équatorial triangulaire, une taille moyenne (35 à 43 µ de diamètre équatorial) et un réticule fermé, irrégulier (lumières de 2 à 4 µ de diamètre); elles appartiennent certainement à un ancêtre immédiat de *L. selago* L. Ces spores, présentes à Mollon et à Hauterives, sont absentes à La Bégude. *L. selago* a été signalé du Pliocène de Hollande (W. Zagwijn, 1960), ainsi que le *L. inundatum*, qui persiste dans le Pléistocène ancien et que je n'ai pas trouvé.

Lygodium (Microphotographie n° 12).

Spores trilètes, à contour triangulaire, de grande dimension (diamètre # 75 µ), à cicatrice longue (plus des trois quarts du rayon de la spore), à endexine plus épaisse que l'ectexine, qui correspondent à la

diagnose du *Lævigatisporites pseudomaximus* Th. et Pf. dont les auteurs précisent : « botanische Zugehörigkeit zu *Lygodium* wahrscheinlich » (1953).

Malgré la rareté du matériel, trouvé dans un niveau de base de Mollon, et le manque de certitude absolue de la détermination, il faut souligner la présence très vraisemblable du *Lygodium* au Pliocène en Europe, où les derniers macrorestes datent du Miocène (L. Laurent, 1899).

Magnolia (Microphotographie n° 13).

Grains monocolpés, fusiformes, dont le grand diamètre est compris entre 48 et 55 µ; l'exine épaisse de 1,8 µ (endexine et ectexine d'égale épaisseur) est scabre-réticulée.

Trouvés seulement à Mollon-rivière, ces pollens ressemblent exactement à ceux de plusieurs espèces de *Magnolia* et, surtout, aux pollens de *M. glauca* L. des marécages bas de la côte de la Louisiane et de l'intérieur de la Floride.

Pollens signalés seulement du Pliocène polonais (W. Szafer, 1954), bien que des *Magnolia* voisins aient laissé des restes macroscopiques à Meximieux et dans les gisements pliocènes plus méridionaux de Barcelone, de Lombardie et de Toscane (G. Depape, 1928).

Metasequoia.

Cf. Taxodiacées (p. 602).

Myricacées.

Cf. Triporés (p. 608).

Myriophyllum.

Cf. Triporés (p. 608).

Nymphéacées (Microphotographie n° 14).

Grains monocolpés (1), de grande taille, à opercule, échinulés. Deux types très distincts :

— pollens à opercule presque lisse : variables par la taille (48-64 × 34-52 µ) (2) et la hauteur des échinules (2 à 8 µ), ils correspondent

(1) L'opercule, détaché sur la plus grande partie d'un sillon circulaire, apparaît en fait comme une face du pollen fossile.

(2) Sur ces grains aplatis deux dimensions seulement sont mesurables.

certainement à des pollens de *Nymphæa*; à côté de pollens de *N. alba* L. se trouvent des grains de *Nymphæa* proches d'espèces actuellement exotiques que je n'ai pu déterminer;

— pollens à opercule échinulé : de dimensions relativement fixes (34-36 × 45-48 μ); l'exine est épaisse (2,5 μ environ) et les échinules denses et hautes de 1,5 μ au maximum; ce pollen (*cf.* microphotographie) est indiscernable du pollen d'*Euryale ferox* Salib. actuel. Dans le Pliocène d'Europe, ce genre, actuellement monotype, a laissé des macrorestes (graines surtout) qui ont permis de distinguer six espèces (K. Mädler, 1939, 93; W. Szafer, 1947, 264).

Les pollens de *Nymphæa* ont été trouvés dans les trois localités, ceux d'*Euryale* à Mollon seulement, où je n'ai observé que deux grains.

Nyssa.

Grains tricolporés, subprolés (P compris entre 32 et 38 μ; E compris entre 25 et 32 μ (1); exine tectée (endexine égale à l'ectexine), lisse, scabre-réticulée (ectexine infrabaculée), contour équatorial subtriangulaire (D = 10-18 μ); ectoaperture légèrement allongée dans le sens de l'équateur, la côte qui longe l'ectoaperture étant interrompue selon ce dernier.

Ce pollen, qui se rencontre dans les trois localités, correspond à une espèce morphographique bien connue, sous une multitude de formes, de tout le Néogène européen : *Tricolporopollenites kruschi* (R. Pot.) Th. et Pflug. Dans le Pliocène de la vallée du Rhône, ce pollen se présente sous une forme assez fixe dans laquelle — abstraction faite des déformations artificielles — on ne trouve même pas les variations de formes signalées par W. Zagwijn (1960). Pollen très semblable à celui de *N. aquatica* Marsh. actuel.

Œnanthe.

Cf. Ombellifères (p. 588).

Oléacées.

Pollens tricolpés, oblés sphéroïdaux (P. compris entre 20 et 32 μ; E compris entre 24 et 36 μ), réticulés (muritectés, diamètre des lumières : 1,4 μ environ), endoaperture parfois ébauchée, indice polaire supérieur à 0,40.

Il s'agit là certainement du pollen de plusieurs genres parmi lesquels : *Fraxinus* et *Phillyrea* sont les plus probables, suivis de *Notelea*

(1) Sur les grains en vue méridienne seulement, car E peut atteindre, du fait de l'écrasement de la lamelle, 42 et même 45 μ sur les vues polaires.

et *Ligustrum*; les caractères des différentes espèces se recouvrent et, en l'absence d'une étude complète de la famille, ces pollens sont indéterminables.

Ils se rencontrent dans les trois localités. Le fait d'un pourcentage toujours faible, mais plus important (20 %) à Mollon, de grains tétracolpés indiquerait la présence d'un *Fraxinus* proche du *F. americana* L. (R. Wodehouse, 1935, 450).

Ombellifères.

Parmi les pollens d'Ombellifères, très facilement repérables, j'ai pu distinguer trois types bien caractérisés :

1° Pollens subsphériques, trouvés à Mollon et Hauterives, appartenant au genre *Hydrocotyle*. Certains grains, particulièrement ceux de Mollon, sont légèrement longiaxes et leur diamètre atteint 22 µ; on peut donc penser que des espèces actuellement exotiques, comme certaines espèces nord-américaines par exemple (M. T. Cerceau, 1959, 162; W. S. Ting, 1961, 199; M. T. Cerceau-Larrival, 1962, 103) voisinaient avec *H. vulgaris* L.

2° Des pollens ovales, rencontrés à Mollon et Hauterives, très longiaxes (30-35 × 12-16 µ), pointus aux pôles et constrictés à l'équateur, à exine nettement épaissie à l'équateur, à endoaperture ovale-rectangulaire, appartenant incontestablement au genre *Œnanthe* (plusieurs espèces ?) (M. T. Cerceau, 1959, 181-182; M. T. Cerceau-Larrival, 1962, 111).

3° Quelques pollens d'Hauterives sont ovales (P voisin de 12 µ) à pôles légèrement pointus, à exine très régulière, à endoaperture ovale-rectangulaire (3,2 × 1,5 µ); ils se rapprochent beaucoup des pollens de *Sium sisarum* L. (M. T. Cerceau, 1959, 171).

La majorité des pollens d'Ombellifères est cependant constituée de types isolés indéterminables.

Ophioglossum.

Spores sphériques de 40 µ de diamètre environ, trilètes (à cicatrice courte), présentant une ornementation constituée par des crêtes anastomosées en réticule; elles correspondent exactement à celles de l'*O. vulgatum* L. (1).

Ces spores sont rarissimes dans deux ou trois niveaux de Mollon et Hauterives, absentes à La Bégude.

(1) Dans un niveau de la base de La Bégude (n° 42), une spore sphéroïdale (50 µ de diamètre), possédant une marque trilète très discrète et dont l'ornementation est constituée par de petites dépressions arrondies de 4 µ de diamètre, a été rencontrée. Cet ensemble de caractères évoque *O. coriaceum* A. Cunn, et correspond aux dessins qu'en donne W. F. Harris (1955, 63 et Pl. 2, fig. 5 et 6). Malheureusement, je n'ai pu obtenir du matériel de référence. D'autre part, la distribution actuelle de l'espèce est entièrement australe (Australie, Nouvelle-Zélande, Tasmanie). La détermination spécifique semble donc prématurée.

Osmunda (Microphotographies n°s 15, 16 et 17).

Les spores d'Osmonde, trilètes, sont reconnaissables par leur grande taille (diamètre > 40 µ), leur forme ovale et une exine relativement mince fortement ornementée.

Trois types peuvent être distingués dans le Pliocène de la vallée du Rhône :

1° Spores de forme variable — de sphériques (52 à 58 µ de diamètre) à ellipsoïdales (54 × 78 µ à 60 × 83 µ) (1) — à exine formée d'une endexine épaisse de 0,4 µ environ et d'une ectexine de 2,4 µ environ supportant des ornementations hautes de 2,5 à 3,2 µ. Ces sculptures sont très isolées les unes des autres; vues à plat, elles sont à peu près isodiamétriques (diamètre compris entre 2 et 4 µ); vues de profil, elles apparaissent arrondies à leur extrémité et légèrement rétrécies à la base (*cf.* microphotographie n° 15).

2° Spores de forme générale légèrement plus arrondies et dont les dimensions sont comparables à celles du type précédent (de 44 × 63 µ à 52 × 83,2 µ); l'exine de 2,5 µ environ supporte des verrues de 1,5 à 2,2 µ de hauteur (*cf.* microphotographie n° 17 *b*). Celles-ci, coniques et irrégulières en vue de profil, dessinent, par leur coalescence, sur la spore, des figures allongées à contours lobés et compliqués dont le grand axe atteint 10 à 12 µ (*cf.* microphotographie n° 17 *a*).

3° Spores de forme assez elliptique et de dimensions variables (de 41,6 × 72,8 à 62,4 × 90 µ). Leur exine est formée d'une endexine très mince (0,7-0,8 µ) et d'une ectexine épaisse de 1,8 µ environ; elle supporte des sculptures de 2,5 à 3 µ de hauteur. Vues à plat, ces baccules sont le plus souvent isodiamétriques ou légèrement allongées (plus grand axe de 4 µ), mais de dessin assez simple (peu de coalescences latérales). En vue de profil, elles sont toujours abruptes, arrondies à l'extrémité et de forme régulière (*cf.* microphotographie n° 16).

Le *premier type* correspond à *Osmunda regalis* L. signalée par W. Zagwijn, du Pliocène de Hollande; il n'a été rencontré qu'à Mollon.

Le *deuxième type* correspond exactement à *O. claytoniana* L. (G. Erdtman, 1957, 84), signalée pour la première fois en Europe dans des dépôts pliocènes et interglaciaires de Pologne (W. Szafer, 1947 et 1954), et trouvée dans le Pliocène hollandais (W. Zagwijn, 1960). Ces spores se rencontrent dans les trois localités.

Enfin, le *troisième type* présente de grandes affinités avec *O. cinnamomea* L. actuelle (J. Nakamura et T. Shibasaky, 1959, 9) et n'en

(1) Ces grandes spores à exine mince sont souvent pliées, éclatées et même fragmentées. Dans une première phase, leur étude n'a été basée que sur des spores complètes, parfaitement conservées. Les caractères d'exine et d'ornementation ont permis ensuite de distinguer les 3 types, quel que soit l'état des spores fossilisées. Les dimensions indiquées correspondent à des spores *aplaties* : elles sont donc supérieures à celles des spores récentes correspondantes.

diffère que par un aspect un peu grêle des sculptures en vue de profil : il s'agit certainement d'un *taxon* très proche de cette espèce. Cette Osmonde, dont les spores n'ont jamais été signalées en Europe, a été trouvée à Mollon et à La Bégude.

Il est intéressant de remarquer que l'Osmonde, connue par des restes macroscopiques du Pliocène de Vacquières (Gard), offre « une ressemblance particulièrement étroite avec *O. interrupta* Michaux (= *O. claytoniana* L.) et *O. cinnamomea* » (G. de Saporta et A. F. Marion, 1876) et « paraît intermédiaire entre ces deux espèces » (G. Depape, 1922). Un de nos gisements est très voisin et absolument contemporain de Vacquières : on peut donc supposer que l'Osmonde de Vacquières, identique à celle de Bilin (*in* G. Saporta et A. F. Marion, *Ibid.*) correspond en fait aux ancêtres des *O. cinnamomea* et *claytoniana* actuelles, déjà différenciées d'une souche commune quant à leurs spores, mais possédant encore des frondes très semblables (1).

Ostrya.

Cf. Triporés (p. 609).

Palmacées (Microphotographie n° 18).

Pollens monocolpés, en forme d'ellipsoïde aplati (35-45 × 25-28 μ); exine tectée (épaisse de 1,8 μ, ectexine et endexine d'égale épaisseur), scabre-réticulée (diamètre des lumières compris entre 0,8 et 1,2 μ, murs moins nets aux bords du sillon).

Ainsi qu'il a été signalé pour les diverses formes du *Monocolpopollenites areolatus* Th. et Pflug, ce pollen ressemble à celui des Palmiers du genre *Sabal* et, parmi les quelques espèces que j'ai pu examiner, particulièrement au pollen du *S. caroliniana* L., des milieux humides du Sud-Est des Etats-Unis.

Ce pollen a été trouvé seulement à Mollon et dans un niveau de La Bégude.

Les pollens attribués aux Palmiers sont généralement absents au-dessus du Miocène (W. Thomson et H. D. Pflug, 1953, 63). Il faut cependant noter que des macrorestes d'un *Sabal*, affine du *S. adansonii* Guerns, très proche à tous égards du *S. caroliniana*, sont connus du Pliocène de Bagnols-sur-Cèze, de Barcelone (G. Depape, 1922, 1928) et de Rio-Major (Portugal) (C. Teixeira, 1943).

Picea.

Cf. Bi-ailés (p. 560).

(1) Un phénomène identique est connu chez les Juglandacées, mais en ce qui concerne les feuilles et les fruits, au début de la différenciation des genres *Carya* et *Juglans* (R. Chaney, 1949, 192).

Pinus.

Cf. Bi-ailés (p. 562).

Planera.

Cf. Ulmacées (p. 611).

Platycarya.

Les pollens du *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc. actuel sont facilement identifiables : triporés, lisses, ils sont marqués par la présence de larges et profondes rainures (équivalentes des « arcs » des *Alnus*, apertures en sillons incomplètement différenciés ?), qui se croisent.

Parmi les nombreux pollens triporés fossiles, beaucoup présentent des plis difficiles à distinguer de véritables rainures. Les caractères particuliers des pollens de *Platycarya* (pores non aspidés, diamètre inférieur à 25 μ) permettent d'éliminer les pollens pliés de *Myriophyllum, Betula, Carpinus, Ostrya* et *Corylus*. L'absence d'endopore nettement différencié et de plus grande taille que l'exopore exclut ceux de Myricacées. Il ne demeure donc que la possibilité de confusion avec des pollens d'*Engelhardtia*. Je crois, cependant, que des pollens de Mollon et de la base de La Bégude correspondent réellement à des *Platycarya*, par la régularité des rainures et le fait que les seuls *Engelhardtia* contemporains sont de taille plus petite (moins de 15 μ de diamètre, alors que les grains en question ont de 22 à 25 μ de diamètre) et que leur contour équatorial est nettement plus arrondi. D'ailleurs, dans le gisement de Saint-Geniès, voisin de La Bégude, j'ai rencontré des grains de *Platycarya* en l'absence de tout grain non plié d'*Engelhardtia*.

Plombaginacées.

Pollens tricolpés, prolés-sphéroïdaux (90-100 × 78-85 μ), réticulés (lumières polygonales de 6 à 8 μ de diamètre), muritectés à tectum mince et échinulé.

Rares à Mollon et La Bégude, ces pollens, assez variables de taille, représentent certainement plusieurs espèces pouvant appartenir à tous les genres de la sous-famille des Staticoïdées, si remarquablement sténopollinique (M. G. Baker, 1948).

Podocarpus.

Cf. Bi-ailés (p. 569).

Polypodiacées.

Ces spores monolètes, réniformes, absolument lisses, de diamètre variable (plus grand diamètre de 35 à 67 μ), sont très abondantes dans tous les niveaux (jusqu'à 35 % dans un niveau de Hauterives). Il s'agit de spores ayant perdu leur périspore; malgré la variété des formes et des dimensions, on ne peut rien dire de leur identité. Ces caractères permettent tout au plus d'avancer qu'il ne peut s'agir que de Polypodiacées *(Aspidium, Asplenium, Ceterach, Cystopteris, Dryopteris, Athyrium p. p.)*.

Populus.

Grains inaperturés de 25 à 38 μ de diamètre. Exine *intectée* paraissant finement et régulièrement réticulée du fait de la présence de sculptures (baccules, gemmules ?) denses et régulières.

Ces grains, souvent pliés, sont difficiles à séparer des grains de Cypéracées (tectés) et de Taxacées (sculptures plus irrégulières et assez espacées pour que le « mur » du pseudo-réticule paraisse plus important que les « lumières »).

Ils sont présents dans tous les niveaux des trois localités.

La grande marge de variation du diamètre est la preuve de l'existence de plusieurs espèces : c'est la seule trace palynologique des 5 ou 6 espèces que les feuilles fossiles ont permis de distinguer dans le Pliocène rhodanien (G. Depape, 1922 et 1928).

Potamogeton.

Pollens monoaperturés, plus ou moins sphériques, de diamètre variable (entre 22 et 35 μ), réticulés (mur simpliciclavulé), à lumière variable (2 à 8 μ).

Matériel très hétérogène, qui représente certainement un bon nombre d'espèces (1) parfaitement indéterminables. Il est seulement possible de préciser que je n'ai observé aucun grain à réticule indistinct du fait de l'isolement des clavules, ce qui élimine les *Potamogeton* de la section des *Coleogeton* (K. Faegri et J. Iversen, 1950, 134).

Ces pollens sont épars dans la majorité des niveaux; dans les niveaux élevés de La Bégude, ils peuvent représenter 25 % de la somme des pollens observés.

(1) W. Szafer (1954) a déterminé, d'après des fruits, 16 espèces de *Potamogeton* dans le Pliocène de Mizerma.

Pseudolarix.

Cf. Bi-ailés (p. 570).

Pseudotsuga.

Pollens inaperturés, sphéroïdaux, plus ou moins éclatés, de grandes dimensions (93,5 à 105 µ), à exine mince scabre-réticulée.

La détermination proposée est très vraisemblable, mais on ne peut écarter l'hypothèse d'une confusion avec de grandes endospores.

Trouvés seulement en très petit nombre à Hauterives (9 grains observés) et à Mollon (2 grains).

Ce genre, dont la distribution est particulièrement discontinue (Ouest de l'Amérique du Nord et Chine du Sud, plus Formose), n'a laissé aucun reste macroscopique dans le Tertiaire européen (G. Florin, 1963), alors que des pollens ont été signalés dans le Pliocène de La Raza (Fr. Bourdier *et al.*, 1956) et dans le Mindel-Riss du Sud des Alpes (H. Gams, 1954). Récemment, des charbons ont été déterminés, comme *Pseudotsuga*, dans un abri du Paléolithique supérieur du Vaucluse, datant de 9500 avant notre ère (M. Paccard, 1961; A. Leroi-Gourhan, 1961). Vu le caractère aléatoire des déterminations de pollen, cette découverte est particulièrement importante pour la connaissance du passé de ce genre. Malheureusement, cette survivance postglaciaire n'est pas sans impliquer quelques réserves (M. Van Campo, 1962) et l'existence passée du *Pseudotsuga* en Europe demeure problématique.

Pterocarya.

Ces pollens stéphanoporés, lisses, aplatis, dépourvus d'arcs, sont facilement identifiables.

La détermination spécifique est beaucoup plus délicate, bien qu'elle puisse s'appuyer sur une bonne étude du pollen des 7 espèces connues (A. Stachurska, 1961, 131-134) : les seules différences observées dans le diamètre des grains, le nombre et la disposition des pores sont, en effet, de nature statistique.

Fort heureusement notre matériel est relativement fixe : vue polaire régulièrement polygonale, 5-7 pores tous équatoriaux, diamètre de 32 à 38 µ. Ces caractères permettent d'éliminer 4 espèces de l'Est asiatique : *P. paliurus* Botal. qui a le plus souvent 4 pores, *P. hupehensis* Skan. trop petit, *P. forrestii* W. W. Smith et *P. rhoifolia* Sieb. et Zucc. trop gros (A. Stachurska, *id.*, 134). Il est, par contre, difficile de préciser si les affinités de notre fossile sont plus fortes avec *P. fraxinifolia* (Lam.) Spach. du Caucase ou avec *P. stenoptera* DC et *P. insignis* R. et W. de Chine, de taille très comparable et chez lesquels le nombre de pores dominant est 6, comme chez nos fossiles. Cependant, le fait

que les pores sont régulièrement proéminents, du « type *Corylus* » (A. Jentys-Szaferova, 1928; R. Wodehouse, 1935), permet de le rapprocher de *P. fraxinifolia,* bien que la proportion des grains à 7 pores soit beaucoup plus faible que dans cette espèce (10 % au lieu de 35 %) et celle des grains à 5 pores plus élevée (30 % au lieu de 10 %). Sur la foi des données palynologiques le *Pterocarya* pliocène semble donc assez proche du *P. fraxinifolia,* mais avec des caractères différentiels presque aussi tranchés que ceux qui séparent les pollens des espèces actuelles les plus affines.

Pollens fréquents dans tous les niveaux. Les macrorestes pliocènes, très fréquents, ont généralement été attribués au *P. fraxinifolia* et les pollens très souvent signalés ne font l'objet d'aucune détermination spécifique.

Quercus.

Tricolpés (tricolporoïdés ou polarocolpés), les pollens de Chêne sont surtout caractérisés par l'irrégularité de l'ornementation scabre-verruqueuse de leur exine tectée.

Parfaitement isopolaires et nettement scabres (toujours quelques éléments d'un diamètre supérieur à 1 µ), les grains observés ne sauraient appartenir au genre *Viola,* mais, souvent, le triangle polaire est si réduit que l'indice polaire est nettement inférieur à 0,35 : il est alors difficile d'éliminer la possibilité de confusion avec les pollens de Renonculacées (K. Faegri et J. Iversen, 1950, 137). Cependant, une L.-O. analyse permet de se rendre compte que les ornementations de ces dernières, à l'inverse de celles de nos fossiles, sont pointues et non arrondies (G. Erdtman *et al.,* 1961, 49-50).

Ces pollens sont très variables dans tous les niveaux. Même en faisant référence aux nombreuses notes et observations consacrées aux pollens de Chênes actuels (M. Kh. Monoszone, 1954 et 1961; M. Van Campo et H. Elhai, 1956; G. Erdtman, 1943; G. Erdtman *et al.,* 1961; R. Wodehouse, 1935; N. Planchais, 1962), il est difficile d'y mettre de l'ordre.

Si l'on prend comme exemple les Chênes du niveau 36 de La Bégude, qui est très riche, la méthode utilisée par M. Van Campo et H. Elhai *(l. c.)* permet un premier tri. En effet, sur 57 grains mesurés (1) la courbe cumulative des fréquences dimensionnelles des diamètres équatoriaux est celle de la figure 15 *a.*

En fonction des données de M. Van Campo et H. Elhai (*id.,* 258, fig. B), on peut seulement en tirer les conclusions suivantes :

— la population est hétérogène (la distance entre l'abscisse des points de la courbe correspondant à 75 et 25 % étant de 7 µ);

(1) Afin de pouvoir utiliser avec le minimum de risque d'erreur les courbes de M. Van Campo et H. Elhai, je n'ai effectué les mesures que sur des vues polaires, ce qui n'est possible que pour un tiers des grains environ.

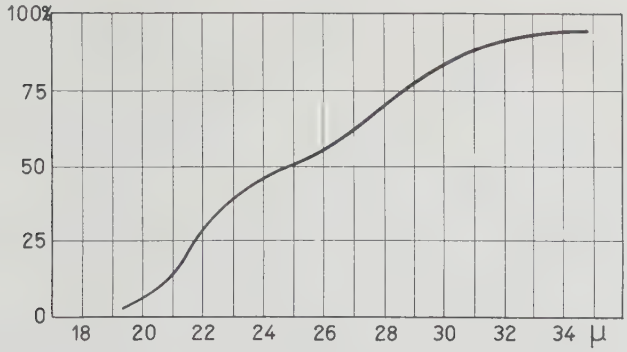


Fig. 15 *a*. — Courbe cumulative
des fréquences dimensionnelles des diamètres équatoriaux (en abscisses)
de 57 grains de *Quercus* du niveau 36 de La Bégude.

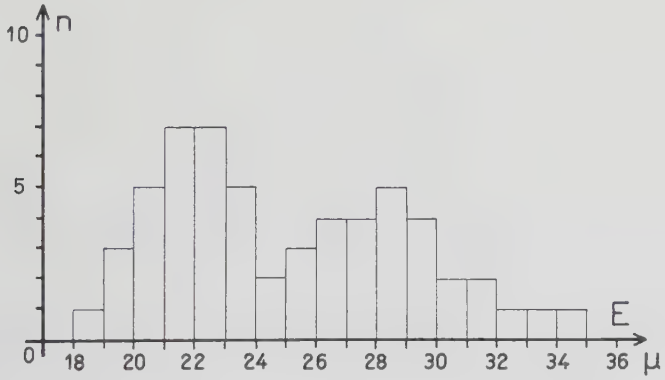
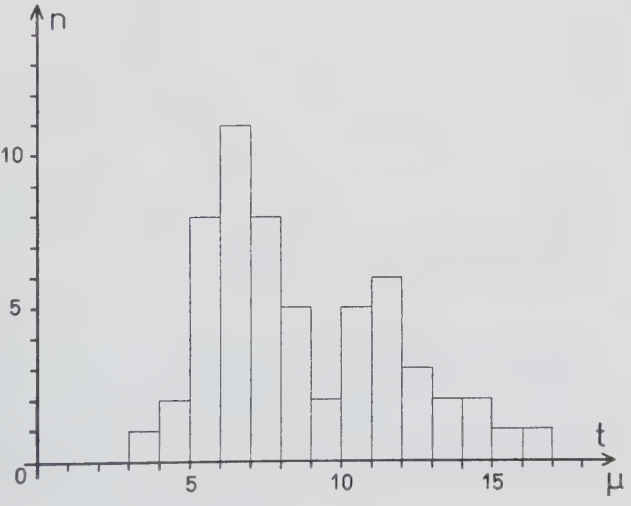


Fig. 15 *b*. — Histogramme des fréquences des dimensions
du diamètre équatorial des grains de *Quercus* du niveau 36 de La Bégude

Fig. 15 *c*.

Histogramme des fréquences des dimensions du côté du triangle polaire *(t)* des grains de *Quercus* du niveau 36 de La Bégude : la distribution est moins nettement bimodale que celle observée dans la figure 15 *b* mais la superposition des deux histogrammes montre l'existence d'un type autonome dont le triangle polaire se situe vers 5 à 9 µ et dont les valeurs du diamètre équatorial sont supérieures à 24 µ.



— les pollens dont le diamètre équatorial est celui du groupe *Q. ilex - Q. coccifera* actuel (1) se distinguent bien par rapport à un ensemble lui-même très étalé.

Pour fragmenter ce dernier, il faudrait évidemment que les espèces susceptibles d'en faire partie aient des courbes cumulatives des fréquences dimensionnelles du diamètre équatorial nettement distinctes, ce qui est impossible pour deux raisons :

— la figure B, de M. Van Campo et H. Elhai, montre que *Q. pubescens* et *Q. pedunculata*, d'une part, et *Q. sessiliflora*, *Q. suber* et *Q. tozza*, d'autre part, sont indissociables;

— les espèces « possibles » sont nombreuses [10 si l'on s'en tient aux restes macroscopiques (G. Depape, 1928)], alors que ce que l'on sait de leur diamètre équatorial (R. Wodehouse, 1935; N. Planchais, 1962) laisse penser que leurs courbes cumulatives se situent toutes dans le domaine de celles des 5 espèces énumérées au paragraphe précédent.

Dans le même temps, la mesure du côté du triangle polaire *(t)* conduit à une précision supplémentaire. En effet, la comparaison des histogrammes des fréquences des dimensions de E (fig. 15 *b*) et de *t* (fig. 15 *c*), qui traduisent bien l'existence de 2 types de pollens, montre nettement qu'il existe un type dont le triangle polaire est celui du groupe *Q. ilex - Q. coccifera*, alors que son diamètre équatorial est beaucoup plus important. Cette particularité évoque *Q. pubescens* Willd. et un nouvel examen des grains permet d'observer, très souvent, les grosses granulations espacées qui sont caractéristiques des pollens de cette espèce.

L'étude morphologique poussée des grains, dont les dimensions ont été ainsi analysées, m'a permis de mettre en évidence, pour chaque catégorie dimensionnelle, des ensembles de caractères qui permettent une détermination plus directe. Cependant, 50 % des grains environ, mal conservés, aplatis et se présentant sous un angle défavorable, ne permettent pas les observations nécessaires à cette détermination morphologique : le déchet étant vraisemblablement en proportion identique pour chaque catégorie, les pourcentages observés sont rapportés sur les diagrammes annexes à la somme totale des grains de *Quercus*.

Trois types se dégagent ainsi (2) :

1° pollens à contour méridien ovale (arrondis aux pôles), sillons en accolade marqués à l'équateur (E compris entre 18 et 28 µ, *t* plus petit ou égal à 9 µ);

2° *id.*, mais E compris entre 24 et 32 µ;

3° pollens à contour méridien presque rectangulaire (aplatis aux

(1) La courbe cumulative de *Q. coccifera*, calculée sur 100 grains provenant pour parts égales de la région de Montpellier, du Luc (Var) et du Luberon (Vaucluse), est peu décalée par rapport à celle du *Q. ilex* donnée par M. Van Campo et H. Elhai : les valeurs de E pour les fréquences 25 et 75 étant respectivement de 21,4 et de 23,2 µ.

(2) Cette clef laisse encore 20 % de grains indéterminés; au total, on ne détermine donc réellement qu'un quart des grains environ (*cf.* note p. 594).

pôles), sillons droits (E compris entre 22 et 35 µ, *t* plus petit ou égal à 8 µ).

Le premier groupe correspond à des pollens pouvant appartenir à un ancêtre direct des *Q. ilex* et *Q. coccifera*. Vu l'existence présumée au Pliocène d'un ancêtre commun à ces deux espèces, le *Q. mediterranea* Ung., et la ressemblance de leurs pollens, ce groupe est désigné sous ce dernier nom.

Le deuxième groupe appartient à un ancêtre déjà bien individualisé de *Q. pubescens* Willd., mais il est impossible d'affirmer que le *taxon* qui a été ainsi désigné ne couvre pas aussi une espèce pliocène palynologiquement affine de l'ancêtre du Chêne pubescent.

Le troisième groupe, enfin, correspond certainement à plusieurs espèces, mais, à La Bégude, il est impossible de le fragmenter.

A Hauterives et à Mollon le même processus a été suivi. Les variations de E et de *t* mettent en évidence les mêmes types, mais on peut mieux analyser le troisième groupe. C'est ainsi, par exemple, que des grains à silhouette méridienne typiquement aplatie aux pôles ont un triangle polaire relativement faible (7 à 9 µ) et semblent témoigner de la présence de *Q. sessiliflora*. Enfin, à Mollon seulement, des grains à sillons régulièrement incurvés et à triangle polaire grand (*t* compris entre 9 et 12 µ) sont nettement sphériques; par la régularité des granulations de l'exine, ils rappellent beaucoup le *Q. cerris* L.

Au contraire des macrorestes, parmi lesquels on a déterminé au moins 10 espèces pour le Pliocène seulement, l'identification spécifique des pollens de Chêne n'est généralement pas précisée. Je pense, cependant, que mes types 3 (*Quercus* divers) et 1 (*Q. mediterranea*) correspondent respectivement au *Tricolpites henricii* (R. Pot.) Th. et *Tr. microhenricii* (R. Pot.) Th. et Pf., dans lequel Pflug a distingué deux formes d'après la structure de l'exine. En Europe moyenne, *Tr. henricii* caractérise le Tertiaire moyen lorsqu'il est abondant; le *Tr. microhenricii* présent dans tout le Tertiaire devient rare au Pliocène.

Rhamnacées.

Pollens tricolporés, prolés-sphéroïdaux (22-25 × 20,5-23,5 µ), renflés à l'équateur, angulaperturés (contour équatorial nettement triangulaire), à sillons bordés d'une côte continue, pores circulaires ou légèrement allongés suivant l'équateur (diamètre des pores compris entre 3,5 et 5 µ), triangle polaire peu développé (*t* compris entre 4 et 6 µ); exine lisse-scabre, tectée.

Les vues polaires pourraient être rapportées à *Tricolporopollenites edmundii* (R. Pot.) Th. et Pflug (*cf.* p. 615), mais ce dernier est réticulé et a un diamètre équatorial supérieur à 25 µ (par ailleurs, *T. edmundii* est nettement longiaxe).

Les côtés du triangle de la silhouette équatoriale, rectilignes ou légè-

rement convexes, permettent d'éliminer les Vitacées chez lesquels le contour équatorial est un triangle curviligne concave.

Ces pollens, trouvés en très petites quantités, dans les trois localités, présentent de petites variations que je n'ai pu ordonner. Cette difficulté tient au fait que les Rhamnacées constituent une famille remarquablement sténopollinique dans laquelle plusieurs espèces des genres *Rhamnus*, *Paliurus* et *Berchemia* sont très semblables et ressemblent de façon égale à mes fossiles.

Les genres *Rhamnus* et *Berchemia* ont laissé des macrorestes; ce dernier est représenté à Saint-Marcel-d'Ardèche par une espèce fossile correspondant « au type actuel de *B. multinervis* DC. de l'Amérique du Nord » (G. Depape, 1922).

Des pollens de Rhamnacées sont souvent signalés dans le Pliocène (W. Zagwijn, *l. c.*).

Rhododendron.

Cf. Ericacées (p. 577).

Rosacées (Microphotographie n° 19).

Grains subsphériques (35 µ de diamètre, environ), à exine tectée (endexine 1 µ, ectexine 2,2 µ) et lisse-scabre, tricolporés, pontoperculés (ecto-aperture large, indice polaire supérieur à 1/2; endoaperture ovale allongée équatorialement, de 12 × 5 µ).

Ce type de pollen, très caractéristique, évoque le pollen des *Poterium* et en particulier *Dendriopoterium menendezii* Svent. des îles Canaries tel qu'il est figuré par G. Erdtman (1952, 382).

Ces pollens ont été trouvés dans trois niveaux bas de La Bégude.

Salix.

Pollens tricolporoïdés, subprolés à prolés ($24<P<32$ µ; $17<E<21$ µ; $1{,}25<P/E<1{,}60$); exine réticulée (8 à 10 mailles par *intercolpus*), muritectée, à ectexine beaucoup plus épaisse (le double au moins) que l'endexine. La plupart ont des mailles irrégulières (« pollens hétérobrochés »), les rares pollens homobrochés ont une marge le long des sillons.

L'absence d'endo-aperture en forme de 8 permet d'éliminer toute confusion avec des pollens d'*Artemisia* (H. Straka, 1952). Le tableau donné par H. Straka (*Id.*, 220) des caractères descriptifs des pollens « salicoïdes » montre que dans notre matériel seuls des pollens de *Sambucus* peuvent être confondus avec ceux de *Salix*. Pour éviter cette confusion, quelques pollens ne permettant pas une observation nette de l'épaisseur relative des deux membranes de l'exine ont été rangés parmi les indéterminés. Les variations de taille et de réticulation, mises en

évidence par H. Straka au sein de la majorité des espèces actuelles, contre-indiquent toute tentative de détermination spécifique.

Toutefois, les grains de grande dimension (P = 30 à 32 µ) et fortement prolés (P/E = 1,60) à 8 mailles régulières par *intercolpus*, ménageant une marge le long du sillon, pourraient être rapportés au *S. cinerea* L.

Les pollens de Saules, constants dans le Pliocène, ne font généralement pas l'objet d'une détermination spécifique.

D'après les macrorestes, la liste des espèces connues de cette époque est la suivante : *S. alba* L., *S. fragilis* L., *S. cinerea* L., *S. triandra* et *S. incana* Schrank. Seul le premier a été trouvé dans la vallée du Rhône (G. Depape, 1928).

Les pollens de *Salix* sont présents dans la majorité des niveaux analysés.

Sapotacées (Microphotographie n° 20).

Pollens stéphanocolporés, le plus souvent à 4 apertures (rarement 5), subprolés (32-34 × 25-27 µ); silhouette méridienne aplatie aux pôles; exine intectée (1,6 µ d'épaisseur, ectexine plus mince que l'endexine) et lisse-scabre; endoaperture légèrement allongée selon l'équateur (grand diamètre # 5 µ), triangle polaire réduit (t # 6 µ).

Ce pollen appartient sans conteste à un représentant de la famille des Sapotacées et ressemble en particulier au pollen du genre *Sapota*, (P. W. Thomson et H. Pflug, 1953, 108; G. Erdtman, 1957, 397), mais la morphologie pollinique de cette importante famille est fort mal connue; il est donc impossible d'être affirmatif quant à la détermination générique.

Pollens rares à Mollon et rarissimes dans les niveaux de base de La Bégude.

Cette famille intertropicale, qui a encore des représentants au Maroc et aux Canaries, n'a laissé aucune trace macroscopique dans le Néogène du Sud-Est de l'Europe. Son pollen, fréquent dans le Tertiaire ancien et moyen de l'Allemagne, a été décrit sous le nom de plusieurs espèces morphographiques appartenant toutes au genre *Tetracolporopollenites* Th. et Pf. Nos fossiles ressemblent surtout au *T. microrhombus* Th. et Pf. trouvé régulièrement dans le Tertiaire le plus ancien (P. W. Thomson et H. D. Pflug, *l. c.*, 109). Des pollens de Sapotacées ont été récemment signalés du Miocène supérieur de la Galice (J. Médus et H. Nonn, 1963).

Sciadopitys.

Cf. Taxodiacées (p. 602) et microphotographie n° 21.

Selaginella (Microphotographies n°s 22 et 23).

Trilètes, subsphériques, portant de fortes ornementations, les spores de Sélaginelle se présentent sous trois types :

1° Spores de 37 à 47 µ de diamètre, exine épaisse de 3 à 5 µ, à nombreuses verrues toujours arrondies d'une hauteur de 3 µ et d'un diamètre basal de 6 µ (*cf.* microphotographie n° 22).

2° Spores de 43,5 à 47 µ de diamètre, exine épaisse de 2,2 à 3 µ, ornée de protubérances espacées, d'une hauteur de 2,5 à 4 µ et d'un diamètre de 2,5 à 4 µ, à extrémité pointue, arrondie ou renflée.

3° Spores de 28 à 34 µ de diamètre équatorial à exine épaisse de 2,2 µ, nettement scabre, échinulées (rares échinules : 30 à 35 sur la face distale), échinules de 4 µ de hauteur et 2 µ environ de diamètre basal (*cf.* microphotographie n° 23).

Le premier type ne semble pas avoir de correspondant actuel, mais, du point de vue de la nature de ses ornementations, il s'apparente aux spores de *S. apus* (Spring.), répandu dans toute l'Amérique du Nord. Fréquent à Mollon, absent ailleurs.

Le deuxième type évoque *S. eggersii* Sodira, de l'Amérique centrale, par les différents types d'éléments d'ornementation qui apparaissent, quoique avec une hauteur moindre, exactement semblables à ceux dessinés par G. Erdtman (1957, 92) dans le palynogramme complet que cet auteur en a donné (deux spores de petite taille et moins ornementées, tout à fait semblables aux spores aberrantes signalées par G. Erdtman, ont même été trouvées). Rare à Mollon, absent de La Bégude et rarissime à Hauterives.

Le troisième type évoque fortement *S. selaginoides*, seule Sélaginelle signalée dans le Pliocène européen (W. Zagwijn, 1960) ; deux spores à Mollon, rares spores à Hauterives.

Sequoia.

Cf. Taxodiacées (p. 602).

Sequoiadendron.

Cf. Taxodiacées (p. 602).

Sium.

Cf. Ombellifères (p. 588).

Sphagnum.

Spores trilètes à contour équatorial triangulaire (côtés légèrement convexes et angles arrondis), de 15 à 30 µ, à cicatrice de longueur variable (pouvant dépasser l'équateur), à exine lisse ou légèrement scabre, épaisse de 2 à 3 µ.

Les spores répondant à cette diagnose sont assez variables, mais elles appartiennent toutes certainement au genre *Sphagnum*. Les difficultés presque insurmontables de la détermination spécifique des

représentants actuels du genre m'ont incliné, *a priori*, à renoncer à toute étude de détail.

Présentes dans les trois gisements, ces spores manquent dans de nombreux niveaux, surtout à La Bégude; elles ne sont nombreuses que dans quelques niveaux de Hauterives.

Signalées dans toutes les analyses polliniques du Tertiaire du Nord-Ouest de l'Europe, les spores de Sphaigne y jouent généralement un plus grand rôle que dans la région rhodanienne : des différences paléoclimatiques, mais aussi la différence de nature des sédiments, sont certainement en cause dans cette apparente anomalie.

Symplocos (*Microphotographie n° 24*).

Pollens tricolporés, peroblés (22-25 × 9-11 µ), exine lisse épaisse (0,6 µ), contour équatorial triangulaire, sillons courts (t = 9-12 µ), endoaperture allongée transversalement (grand diamètre 5-7 µ).

Pollens présents dans les trois localités, mais plus rares à La Bégude et Hauterives.

Ces pollens appartiennent incontestablement au genre *Symplocos* et au *Porocolpopollenites vestibulum* (R. Pot.) Th. et Pflug; cependant, ce dernier, à l'inverse de notre matériel, correspond certainement à plusieurs espèces.

Il est évidemment impossible de préciser les affinités de notre pollen par rapport aux innombrables espèces actuelles de ce genre intertropical.

Aucun macroreste de *Symplocos* n'est connu en Europe au-delà de l'Oligocène, mais des pollens ont été régulièrement trouvés jusqu'au Pliocène supérieur (Reuvérien exclu), en Allemagne et en Hollande (W. Zagwijn, 1960, 66) (1). Il semble qu'aucun macroreste ne se soit conservé au-delà de l'optimum du genre en Europe, qui, d'après les pollens, date effectivement du Tertiaire moyen (P. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953).

Taxacées (et *Céphalotaxacées*).

Grains inaperturés, plus ou moins pliés, diamètre de 25 à 32 µ, exine scabre-gemmulée, *à gemmules denses donnant l'impression d'un réticule très fin, dans lequel le « mur » est plus important que les « lumières », elles-mêmes assez irrégulières.*

Comme pour les autres inaperturés, une fraction importante se range certainement parmi les indéterminés et seuls quelques grains à exine parfaitement conservée peuvent être identifiés comme Taxacées ou Céphalotaxacées.

Parmi eux le plus grand nombre, caractérisé par une exine épaisse (2 µ), tectée (?), à ornementations serrées, peut appartenir aux genres

(1) L'espèce présente dans le Pliocène hollandais semble différente de celle de la région rhodanienne.

Torreya, *Taxus* et *Cephalotaxus* (ce dernier correspondant à des grains qui sont plus ou moins polygonaux, à gemmules plus grosses et plus distantes) (G. Erdtman, 1957; J. Ueno, 1959). Ces genres seraient représentés à peu près également à Mollon et à Hauterives. A La Bégude *Taxus* semblerait absent.

Au-delà de ces données purement qualitatives, il ne pourra être fait état d'aucun pourcentage au sein des grains de Taxacées.

Le genre *Torreya* est connu de nombreux gisements pliocènes et, en particulier, de la vallée du Rhône et de Meximieux (G. Depape, 1922; G. de Saporta et A. F. Marion, 1876); des macrorestes de Céphalotaxacées ont été identifiés à Francfort (K. Mädler, 1939).

Taxodiacées.

Beaucoup de pollens de Taxodiacées, inaperturés, figurent parmi les indéterminables et bon nombre, chez lesquels une papille est indiscutablement présente malgré une conservation mauvaise par ailleurs, ne peuvent être rangés que sous le seul nom de la famille.

Cependant, d'emblée il est possible d'individualiser dans notre matériel des pollens de *Sciadopitys*, qui ont exactement l'aspect et l'ornementation de l'unique espèce actuelle (*cf.* microphotographie n° 21). Leur taille est très variable (32 à 47 µ, la dimension la plus fréquente étant 42 µ) comme celle du *S. verticillata* Sieb. et Zuc. actuel (M. Van Campo, 1951 : 27 à 44 µ, avec une moyenne de 35 µ).

Les autres grains de Taxodiacées ont été étudiés, lorsque la conservation le permettait, d'après mes observations sur collection de référence et les données de travaux de M. Van Campo (1951), J. Ueno (1951), T. Yamasaki et M. Takeoka (1956), J. Doktorowicz-Hrebnicka (1959). Malheureusement, les caractères utilisés par ces auteurs dans leur clef sont fluctuants et se chevauchent : seule une détermination synthétique est possible. Pour ce faire, j'ai examiné de 30 à 50 grains provenant d'un nombre plus ou moins grand de niveaux suivant leur richesse en Taxodiacées bien conservées (1). Le diamètre du grain, la hauteur, l'implantation (perpendiculaire à la surface ou inclinée) et la forme (droite ou incurvée) de la papille, la présence de granulations seules ou en mélange avec des granulations plus grosses, la netteté du contour de la zone germinale ont été pris en considération pour la construction des idéogrammes.

Les diagrammes des figures 16 et 17, obtenus à partir des grains observés dans les niveaux 29, 28, 27 de Hauterives-exploitation, constituent un exemple représentatif des problèmes posés par cette technique de détermination.

Deux types de Taxodiacées s'y manifestent :

1° Le *premier type* correspond à des grains dont la papille est peu prononcée, d'une hauteur inférieure ou égale à 3 µ, *plus large à la base que haute.*

(1) Pris à partir de la base de chaque affleurement.

Ces grains sont homogènes; cependant, deux tendances se manifestent dans ce groupe : d'une part, des grains petits ont une papille un peu plus petite et parfois incurvée, ainsi qu'une zone germinale

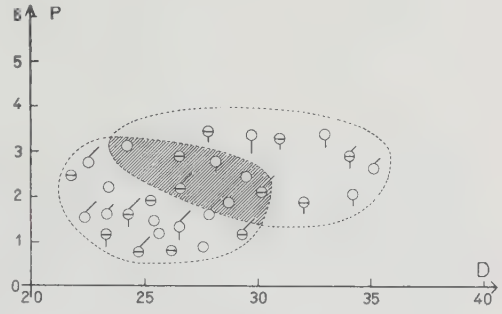


Fig. 16.

Diagramme de dispersion symbolique des Taxodiacées, type *Taxodium* (symboles et dimensions du diagramme de la figure 17). Les contours des aires correspondant aux deux groupes sont relativement subjectifs dans la zone de partage; tels qu'ils sont tracés ils mettent bien en évidence l'existence d'un groupe de grains de petit diamètre, à papille basse et souvent recourbée et à zone germinale peu visible, et celle d'un groupe dont le diamètre est plus grand, la papille plus haute et jamais recourbée et la zone germinale bien visible. Aucune des autres solutions possibles ne fait apparaître des groupes plus homogènes, mais des contours très semblables, mettant en évidence des proportions sensiblement égales pour les deux types en présence, sont également vraisemblables.

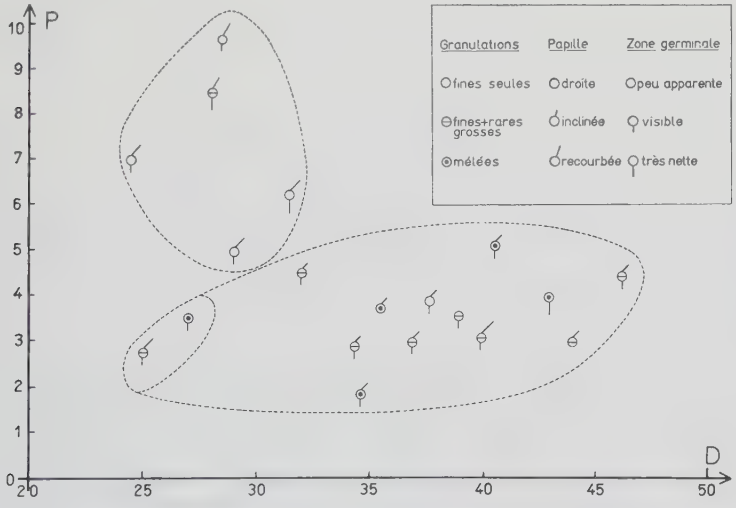


Fig. 17. — Diagramme de dispersion symbolique des Taxodiacées, type *Sequoia* (*P* : hauteur de la papille; *D* : diamètre du grain). L'existence des deux groupes et les contours des aires correspondantes sont bien apparents (certains grains sont cependant à la limite des deux aires). L'individualité du groupe des grains de petit diamètre, à papille basse, à zone germinale visible et granulations hétérogènes, est plus contestable.

relativement peu visible, et, d'autre part, des grains plus gros ont une papille plus importante et toujours droite ainsi qu'une zone germinale plus apparente.

Les pollens les plus représentatifs de l'une et l'autre tendance peuvent être respectivement rapportés aux genres *Taxodium* et

Glyptostrobus. Tous les grains situés dans l'aire hachurée du diagramme de la figure 16 sont difficilement déterminables. En admettant que chacun fournit un nombre de grains litigieux proportionnel à son importance, on peut faire abstraction de ces derniers et avoir tout de même une idée approchée de l'importance relative des deux genres. Dans le cas de la figure 16, les *Taxodium* apparaissent deux fois plus nombreux que les *Glyptostrobus*. La proportion des pollens des deux genres, présents dans les trois localités, a été établie de cette façon, étant admis que le pourcentage des grains bien conservés est identique pour chacun d'eux.

Aucun pollen, ici comme dans tous les niveaux, ne correspond aux genres *Cunninghamia* et *Taiwania* (gros grains, petite papille), qui entreraient dans ce premier type : ces deux genres semblent donc absents du Pliocène de notre région.

2° Dans le *deuxième type* (fig. 17), la papille, plus importante en général, d'une hauteur de 3 à 10 µ, *est toujours élancée*; l'exine est plus mince. Le diamètre, plus variable, permet de séparer ces grains en deux groupes, grâce également à des fluctuations assez importantes de la papille. La morphologie se révèle ici plus significative.

— Certains grains à petit diamètre ont une papille développée, plus ou moins arquée à l'extrémité, une zone germinale nette et une exine à granulations fines presque exclusives : l'ensemble est très proche du pollen de l'actuel *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buch. Cependant, parmi eux, les grains les plus petits et dont la papille est la plus courte peuvent faire penser au genre *Cryptomeria*, mais cette interprétation se heurte à trois obstacles : la papille n'est pas verticale; dans aucun niveau, il n'apparaît une corrélation nette entre les petits diamètres et la faible hauteur de la papille d'une part, et une diminution de la netteté de la zone germinale d'autre part; enfin, ces grains se retrouvent dans ce groupe en proportion constante dans tous les niveaux.

— D'autres grains, à diamètre plus grand, sont plus hétérogènes, mais il ne s'y manifeste jamais l'existence de plusieurs types. L'ensemble des caractères (taille et hauteur de la papille, papille recourbée, zone marginale peu nette, granulations légèrement hétérogènes), correspond à celui de l'actuel *Sequoia sempervirens* Endl.

L'existence des macrorestes dans le gisement voisin de Saint-Marcel-d'Ardèche (G. Depape, 1922) appartenant au *S. langsdorfii* Heer., considéré comme l'ancêtre immédiat de l'espèce actuelle, étaye notre détermination, bien que rien n'exclut, sur le plan palynologique, l'hypothèse de l'existence du genre austral *Atrotaxis*, fort improbable par ailleurs puisque inconnu dans le Tertiaire européen (R. Florin, 1963).

De plus, certains grains (2 dans le diagramme de la figure 17) ont à la fois un diamètre réduit, une zone germinale relativement nette et des granulations hétérogènes : il semble possible de voir là une manifestation d'un ancêtre direct du *Metasequoia glyptostroboides* Hu

et Cheng. Cette espèce ne serait d'ailleurs à signaler que dans les niveaux inférieurs de La Bégude et tout à fait erratique à Hauterives.

Les deux types majeurs de Taxodiacées que j'ai isolés correspondent respectivement aux types « *Taxodium* » et « *Sequoia* » reconnus dans le Pliocène hollandais par W. Zagwijn (1), qui se refuse à reconnaître en eux les genres actuels auxquels ils correspondent.

En résumé, cette étude palynologique détaillée des Taxodiacées de notre matériel fossile conduit à identifier les genres *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Taxodium* et *Glyptostrobus*, tous connus des gisements pliocènes, aussi bien d'Europe occidentale et en particulier de la région rhodanienne (G. Depape, 1928; G. Mazenot, 1946 *b*) que d'Europe orientale (R. Givulescu, 1962).

L'existence du *Sequoiadendron* et celle, douteuse, du *Metasequoia* n'ont encore jamais été signalées du Pliocène (R. Florin, 1963); cependant, le premier genre a été récemment signalé de l'Oligocène supérieur du Bassin de Paris (L. Grambast, 1962).

Taxodium.

Cf. supra.

Tilia.

Tricolporés (sillons très courts, pores entourés d'un anneau très important), oblés ($35<P<52$ µ; $15<E<20$ µ), réticulés, les pollens de Tilleul sont très caractéristiques.

Variables par leur taille et l'importance relative du mur et des lumières du réticule, ces grains fossiles représentent certainement plusieurs espèces; mais, même en réunissant les grains de plusieurs niveaux superposés, je n'ai pu dégager l'existence de discontinuité nette dans le diamètre polaire (2); d'autre part, une comparaison rigoureuse des différents aspects du réticule est presque impossible. Cependant, il semble que les grains à grand diamètre équatorial (48 à 52 µ), dont la majorité a été observée à Mollon, puissent représenter une espèce affine du *Tilia americana* L. (G. Erdtman, 1952, 435).

Les nombreux pollens de *Tilia* du Néogène européen n'ont jamais fait l'objet d'une détermination spécifique. Des macrorestes ont été rapportés au *T. aff. platyphyllos* Scop. (K. Mädler, 1939) et *T. sylvestris* Desf. (L. Laurent, 1904-1905).

Ces pollens sont présents dans la majorité des niveaux des trois localités.

(1) L'étude détaillée des grains de Taxodiacées, telle que l'exige une détermination plus précise, oblige parfois à réviser la première attribution à l'un ou l'autre type de Zagwijn. Ceci semble indiquer que les seuls critères utilisés pour distinguer les deux types sont trop imprécis, et explique, peut-être, le parallélisme remarquable qui existe souvent entre les courbes des 2 types dans les diagrammes de Zagwijn.

(2) Les données fournies pour les différentes espèces actuelles varient d'ailleurs suivant les auteurs, voire même, chez un même auteur, suivant l'ouvrage.

Triporés.

Les pollens triporés, aplatis, lisses et lisses-scabres sont très fréquents et constituent un type aussi homogène que facilement reconnaissable.

Eu égard aux variations et à certaines imprécisions dans les descriptions de certains auteurs classiques (J. Jextys-Szaferova, 1929; R. Wodehouse, 1935; G. Erdtman, 1943 et 1952; K. Faegri et J. Iversen, 1950), il m'a paru nécessaire de préciser quelles conceptions ont été adoptées dans la détermination des différents *taxa*. Une clef générale est un moyen commode de le faire, bien que la juxtaposition de tous les caractères soit seule suffisante pour toute détermination. Cette clef, comme toutes celles qui pourraient être proposées, n'est donc qu'un fil directeur et ne peut se substituer à la nécessaire référence permanente au matériel actuel.

A. — Epaississement de l'exine de l'anneau très marqué, pores en saillie par rapport au contour équatorial qui est franchement arrondi.

I. — Anneau formé par un épaississement massif de l'ectexine dans sa totalité; présence de stéphanoporés tout à fait semblables..... *Myriophyllum.*

II. — Anneau formé par des épaississements de l'endexine et de l'ectexine nettement distinctes; stéphanoporés semblables très rares; exine très finement scabre-réticulée ..... *Betula.*

AA. — Exine de l'anneau non nettement épaissie (1).

I. — Contour équatorial plus ou moins arrondi et exine très peu épaissie :

\+ Pores progressivement proéminents; décollement de l'endexine (2); présence de nombreux grains stéphanoporés ..... *Carpinus.*

\+ Pores brusquement proéminents; absence de décollement de l'endexine (diamètre de l'endopore égal à celui de l'exopore)..... *Ostrya.*

II. — Contour équatorial subtriangulaire, exine très légèrement épaissie :

\+ Exine (ectexine + endexine) de l'anneau régulièrement épaissie sur ses deux faces, jusqu'au bord du pore..... *Corylus.*

\+ Ectexine de l'anneau, épaissie uniquement sur sa face interne et seulement jusqu'à une certaine distance du bord du pore (3).

* Face interne de la partie amincie de l'ectexine denticulée en coupe optique ..... *Myricacées.*

* Face interne de la partie amincie de l'ectexine régulièrement curviligne (4) ..... *Engelhartia.*

III. — Contour équatorial subarrondi, exine très légèrement épaissie.. *Myricacées.*

---

(1) Les pores paraissent encore plus ou moins proéminents, mais ceci est dû à un bombement de l'exine et non à un épaississement net.

(2) Décollement : au-delà du cercle qui marque la limite extérieure du bombement de l'ectexine, l'endexine, qui atteint les limites de l'exopore, est décollée de l'ectexine.

(3) Le maximum d'épaisseur de l'ectexine est souligné par le bord de l'endexine : l'endopore a un diamètre plus grand que celui de l'exopore.

(4) Cette disposition donne l'impression d'une absence complète d'épaississement.

Cette clé implique l'absence d'un certain nombre de *taxa* dont le pollen triporé se distingue plus ou moins facilement :

— *Plantago :* réticule très fin à grandes mailles [provenant d'un bombement du *tectum* (G. Erdtman, 1952, 321 ; Aubert et *al.*, 1962)], et, surtout, énorme dominance des grains stéphanoporés.

— *Celtis :* type de pore de *Corylus*, mais avec un contour équatorial arrondi; exine scabro-réticulée.

— Urticacées-Moracées : pores non proéminents malgré la présence d'un anneau bien marqué et très mince; diamètre inférieur à 14 µ chez les Urticacées, 2 pores seulement chez les *Morus*; exine réticulée chez *Cannabis*, nettement scabre chez *Maclura*, absence de toute structure chez *Ficus* (mais, cependant très proche d'*Engelhartia*).

La répartition actuelle et fossile des *Casuarina* (L. Emberger, 1960) m'a incité, *a priori*, à les exclure.

Les particularités polliniques des différents *taxa*, dont l'homogénéité laisse supposer que bien peu peuvent être fragmentés en espèces ou sous-genres, sont les suivantes :

1° Betula.

Diamètre compris entre 22 et 26 µ : plusieurs espèces sont certainement représentées (variations continues dans le diamètre, la ponctuation de l'exine et même la largeur de l'anneau), mais le matériel est trop rare pour permettre une étude stastistique. Présent dans les 3 localités.

2° Carpinus.

Les grains triporés (diamètre compris entre 28 et 36 µ) sont largement majoritaires sur les grains à 4 ou 5 pores (diamètre compris entre 28 et 40 µ) : ce fait et la présence des pores très proéminents indiquent une dominance du *C. orientalis* Mill (L. A. Kuprianova, 1963) sur *C. betulus* L., car le *C. caroliniana* Walt. a un diamètre nettement inférieur (plus petit que 27 µ) selon R. Wodehouse (1935). Cependant, je n'ai pu examiner le pollen des Charmes d'Extrême-Orient, tels que *C. japonica* Bl. ou *C. yedoensis* Max. qui ont laissé des feuilles et des fruits dans le Miocène du Coiron (P. Grangeon, 1958). A Mollon, les stéphanoporés sont plus nombreux. Les pollens de *Carpinus* sont présents dans les trois localités.

3° Corylus.

Dans la majorité des niveaux, il s'agit d'un matériel homogène de 25 à 30 µ de diamètre.

Cependant, quelques rares grains — rencontrés surtout dans les niveaux de La Bégude riches en « *Corylus* » tels que les niveaux 45, 34, 28, etc. — sont à contour arrondi (pores non proéminents bien

qu'annelés) et à exine scabre-réticulée (« réticule » du type de celui de *Betula*, mais à mailles plus larges). L'absence de netteté de ces deux caractères chez beaucoup de grains litigieux m'a empêché d'isoler une forme pollinique particulière qui correspondrait, peut-être, à une Bétulacée fossile ou, même, à un *Celtis* éteint (1).

Présent dans tous les gisements.

4° *Engelhardtia.*

Le diamètre compris entre 17 et 21 µ et la forme régulièrement triangulaire de la silhouette équatoriale indiquent parmi les espèces actuelles (A. Stachurska, 1961) une affinité surtout marquée avec *E. chrysolepis* Hance d'Extrême-Orient, dont le grain est cependant légèrement plus petit (diamètre compris entre 14 µ et 17 µ). Des pollens très semblables ont été rencontrés dans le Pliocène néerlandais (W. Zagwijn, 1960) où ont été trouvés des endocarpes de *E. nucifera* (Ludw.) Mädler, qui présentent des cloisons secondaires comme ceux de *E. chrysolepis* (K. Mädler, 1939, 57).

Présent dans presque tous les niveaux; plus abondant à Mollon où il n'atteint cependant jamais plus de 3 %.

5° *Myricacées.*

Pollens très variables : contour équatorial plus ou moins arrondi ou triangulaire, diamètre compris entre 24 et 32 µ, épaississement de l'anneau plus ou moins prononcé, structure de l'exine scabre plus ou moins serrée. Le grand nombre d'espèces actuelles interdit toute précision à l'échelon spécifique, d'autant que le pollen de *Comptonia asplenifolia* Gaertn. ne diffère pas de celui des *Myrica* à gros grains.

Pollens présents dans les trois localités.

Parmi les pollens qui peuvent être rapportés aux Myricacées figurent des grains de 24 à 28 µ de diamètre, chez lesquels la face interne de l'amincissement de l'ectexine est flou, sans denticulations nettes. Ces pollens sont difficiles à séparer des *Engelhartia*, malgré une certaine variation dans la forme du contour qu'on ne retrouve pas dans ce dernier genre.

Rencontrés uniquement à Mollon, ces grains, qui peuvent appartenir à *E. colebroockiana* Ludl., ont été comptés dans les indéterminés.

6° *Myriophyllum.*

Pollens souvent tétraporés, parfois biporés, d'un diamètre de 25 à 32 µ. Présents dans les trois localités.

(1) L'existence de cette forme ambiguë m'a interdit la prise en compte des variations de fréquence de *Corylus* à La Bégude.

7° *Ostrya.*

Diamètre des grains de 32 à 34 μ, donc supérieur à celui des espèces actuelles (y compris *Ostryopsis* : G. Erdtman, 1952, 72).

Rare à Mollon et Hauterives, rarissime à La Bégude.

Tous les types de triporés rencontrés sont régulièrement signalés dans tous les gisements micropaléontologiques du Néogène européen, sans aucune précision quant à l'espèce.

Tsuga (Microphotographies n^os 25 et 26).

Les pollens inaperturés de *Tsuga* sont facilement identifiables par leur grande taille (diamètre supérieur à 65 μ) et par l'existence d'une crête marginale circulaire. Les variations des caractères essentiels — plus grand diamètre, largeur de la crête marginale et ornementation de la calotte (en arceaux plus ou moins réguliers ou en vermiculations irrégulières : M. Van Campo, 1950, 139) (1) — font apparaître immédiatement deux unités :

Dans une première forme, l'ornementation de la calotte qui supporte les spinules d'ectexine est constituée par des arceaux relativement réguliers (*cf.* microphotographie 26 *a*), la crête marginale ne dépasse pas 8,5 μ d'épaisseur (6 à 8,5 μ), le diamètre varie de 65 à 105 μ avec une moyenne de 72 à 73 μ (*cf.* microphotographie 26 *b*).

La deuxième forme, dont l'ornementation est du type vermiculé (*cf.* microphotographie 27 *a*), est caractérisée par une crête large de 8 à 14 μ; son diamètre varie de 68 à 83 μ avec une moyenne identique à celle de l'autre type, de 72 à 73 μ (*cf.* microphotographie 27 *b*).

La première forme est particulièrement bien représentée à Mollon, mais elle ne manque pas ailleurs; la seconde, toujours peu représentée, est rarissime à Hauterives.

Les affinités de la première forme avec l'actuel *T. canadensis* Carr. (M. Van Campo, 1950; J. Ueno, 1957) sont assez étroites, mais les grains de l'espèce actuelle sont plus petits et leur taille varie moins que celle des fossiles observés (62 à 85 μ d'après R. Wodehouse, 1935). On peut donc admettre, en première approximation, qu'il s'agit du *T. europæa* Menzel 1913, dont K. Mädler (1939) et W. Szafer (1949) ont montré, d'après des restes macroscopiques (feuilles et cônes), qu'il s'agissait d'un ancêtre assez immédiat, bien qu'encore différent, du *T. canadensis* actuel. Il faut d'ailleurs noter que le *T. canadensis* de l'interglaciaire Mindel-Riss de Pologne est encore plus proche (d'après W. Szafer, 1949, 26) de ce dernier que de notre fossile.

(1) L'épaisseur de la calotte, mesurable seulement sur les très rares vues latérales, n'a pas été retenue.

Nos grains sont plus gros (même en faisant la part de l'écrasement) que ceux de l'espèce actuelle. Ce fait va à l'encontre de la tendance à l'augmentation de taille, assez générale au cours de la phylogénèse de la grande majorité des Gymnospermes (M. Van Campo, 1950), et pose la question de la véritable nature de la relation *T. europæa-T. canadensis*. Ce problème sera évoqué en étudiant les variations de morphologie pollinique (p. 667).

La deuxième forme est plus facile à déterminer. Sa taille est celle des *T. calcarea* Downie, *T. caroliniana* Engelman, *T. diversifolia* (Maxim.) Masters et *T. yunnanensis* (Franchet) Masters. Parmi ceux-ci, l'ornementation de la crête vermiculée et non en anneaux même contournés, ne se trouve que chez *T. caroliniana* et *T. calcarea*. La crête n'est pas plus épaisse que la calotte chez *T. caroliniana* et légèrement plus épaisse chez *T. calcarea* (M. Van Campo, *l. c.*, 140-141). Nos fossiles, chez lesquels la crête est plutôt moins épaisse que la calotte, appartiendraient donc à des ancêtres du *T. caroliniana* dont les pollens étaient caractérisés par une crête légèrement moins épaisse que chez ceux de l'espèce actuelle (1). La différence entre *T. calcarea* et *T. caroliniana* est certainement très faible, mais les macrorestes pliocènes de *Tsuga* n'ont fourni aucune preuve de l'existence de Tsuga asiatiques, alors que *T. caroliniana* Engelman *fossilis* Szafer (= *T. præcaroliniana* Szafer) a été déterminé en Pologne (W. Szafer, 1947 et 1949) et en Bulgarie (B. Steffanoff et D. Jordanoff, 1929 et 1935, *in* W. Szafer, 1947).

Des pollens à crête large ont été rapportés à un « *T. diversifolia-typus* » (K. Rudolph, 1935), mais cette détermination ne peut être retenue à cause de la structure de la calotte. En tout cas, les mentions de pollens de *Tsuga* asiatiques ont été faites sans référence à l'ornementation de la crête et de la calotte [F. Kirchheimer, 1934; W. Zagwijn, 1960; J. Doktorowicz-Hrebnicka, 1956 (2); H. Grebe, 1955], alors que W. Szafer *(Id.)* en a tenu compte dans sa détermination de *T. caroliniana*. Ces mentions ne sauraient infirmer la détermination de notre deuxième type comme *T. caroliniana*.

Il faut remarquer que les ancêtres pliocènes des *T. canadensis* et *T. caroliniana* se ressemblent plus au regard de l'épaisseur de la crête marginale que leurs descendants actuels. Cependant, l'existence d'une différence qualitative déjà tranchée semble indiquer que les deux *taxa* étaient séparés au Pliocène depuis longtemps. Ceci s'oppose aux conclusions de W. Szafer (1947, 31 et 1949), qui, d'après les restes macroscopiques, pense que la séparation des deux *taxa* date du début du Pliocène. Les variations de la proportion relative des deux types de *Tsuga* (p. 654) et leurs variations morphologiques (p. 667) viennent étayer l'hypothèse de leur plus grande ancienneté.

---

(1) Chez cette dernière, ainsi que l'a noté W. Szafer (1949) la « marge » est beaucoup plus large que chez *T. canadensis*.

(2) Ce dernier auteur précise même que les pollens rapportés au type de *T. diversifolia* de Rudolph « as a rule differ from the pollen-grain of contemporary *Tsuga diversifolia* Maxim ».

Typhacées (et *Sparganiacées*).

Il s'agit de pollens sphéroïdaux (diamètre compris entre 28 et 37 μ), monoporés (pores à bords flous), réticulés.

Ces pollens représentent vraisemblablement plusieurs espèces de Typhacées et même de Sparganiacées, qui sont palynologiquement indiscernables (1).

Quelques grains en tétrade témoignent de l'existence du *T. latifolia* L., seule espèce connue à grains non isolés.

Présents, et souvent abondants, dans les trois localités.

Ulmacées.

Stéphanoporés (3 à 7 pores) et réticulo-rugulés, les pollens d'Ulmacées, facilement reconnaissables, sont très variables en ce qui concerne leurs caractères principaux (nombre de pores, diamètre équatorial et polaire, anneau des pores, ornementation de l'exine, présence d'arcs).

En étudiant 50 pollens d'Ulmacées d'un niveau de la base de Mollon (Mollon-rivière, n° 8), j'ai dressé le diagramme de dispersion symbolique (fig. 18) qui montre l'existence des quatre ensembles suivants (2) :

1° Des grains de taille peu variable (P compris entre 28,5 et 31,8 μ; E compris entre 30 et 38,5 μ) sont surtout caractérisés par la présence d'un arc net. Une ornementation à peine visible et un anneau à bords flous sont presque de règle.

2° Des grains de diamètre polaire légèrement plus variable (P compris entre 25 et 35 μ) et surtout de forme plus nettement oblée (E compris entre 29 et 36 μ), qui présentent des caractères semblables aux précédents mais en l'absence complète d'arc.

3° Des pollens de taille très variable (P compris entre 20 et 42 μ; E compris entre 24 et 35 μ) ont, au contraire, une ornementation assez marquée et un anneau net assez fréquent.

4° Parmi ces derniers, on observe une concentration des grains vers les grands diamètres polaires (plus grands que 38 μ) et ces grains ont souvent une ornementation bien marquée.

D'après l'étude comparée que j'ai pu faire du matériel actuel (5 espèces d'*Ulmus*, 3 espèces de *Zelkowa*, et *Planera aquatica* Gmel.), la première forme correspond certainement au *Planera aquatica*, seule espèce où les arcs sont toujours nets. La seconde ressemble en

(1) G. Erdtman (1952) signale des granules dans les lumières de *Sparganium*, mais je n'ai pu les observer sur le matériel de référence.

(2) D'une manière générale, le caractère « nombre de pores » s'est avéré n'avoir aucune signification.

tout point au *Zelkowa crenata* Spach. Les nombreux pollens du troisième groupe appartiennent certainement à plusieurs espèces d'*Ulmus*; mais, hormis l'existence d'une nette prédominance des grains à ornementation marquée parmi les grains plus concentrés vers les grands diamètres, aucune discontinuité dans les dimensions ni aucune corrélation nette des caractères ne permet de préciser le nombre et la nature de ces espèces.

A l'immersion, les gros pollens montrent des vallécules beaucoup

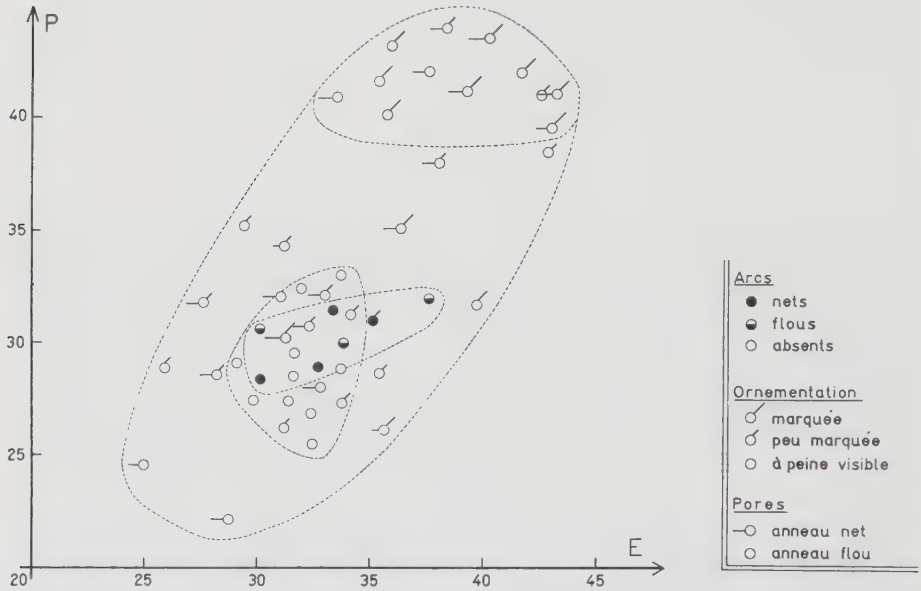


Fig. 18. — Diagramme de dispersion symbolique chez les Ulmacées (*P :* diamètre polaire; *E :* diamètre équatorial). Les difficultés proviennent surtout du groupe des grains à ornementation assez marquée et anneau net, et de ses limites avec le groupe des grains à ornementation marquée concentrés vers les grandes dimensions des diamètres.

plus courtes que celles des pollens de toutes les Ulmacées que j'ai examinées; je pense qu'ils appartiennent à un *Zelkowa* affine de *Z. acuminata* Planchet actuel (1). Cependant, le départ exact entre *Ulmus* et *Zelkowa* est difficile à préciser, le seul caractère de la rugulation de l'exine étant lui-même difficile à peser. Dans le cas de la figure 15, on peut seulement dire que *Z. acuminata* est représenté par 9 à 12 grains.

(1) Les *Z. sinica* Schreinder, *Z. davidii* Planchet et *Z. serrata* Makudo, tous d'Extrême-Orient, sont très peu différenciés par rapport au *Z. acuminata* au plan de la morphologie macroscopique, mais je n'ai pas vu leurs pollens. Il faut d'ailleurs remarquer que, si les pollens pliocènes des *Z. acuminata* et *crenata* paraissent différents, il n'en est pas de même des feuilles de même époque qui, jusqu'à une date récente (P. Grangeon, 1958), étaient confondues en une seule espèce sous le nom de *Z. ungeri* Kovatts, tant elles se ressemblent.

De même, comme le montre le diagramme de la figure 18, la détermination d'une certaine partie des grains est malaisée (1).

Malgré la fréquence de ces incertitudes qui se retrouvent chaque fois que la « présence-absence » d'un caractère déterminant fait l'objet d'une appréciation subjective, la méthode des diagrammes de dispersion symbolique permet de dégager une idée approchée de l'importance relative des *taxa*. Ainsi, dans l'exemple étudié, les résultats sont les suivants :

Ulmus	16-24
Z. crenata	10-15
Z. aff. acuminata	9-12
Pl. aquatica	7

En ne retenant que les moyennes de chacun des nombres, on obtient les pourcentages suivants : 40−, 26+, 22− et 14−, qui sont arrondis aux chiffres de 40, 30, 20 et 10 % dans les diagrammes.

C'est seulement cet ordre de renseignements que j'ai sollicité de l'étude morphologique des pollens d'Ulmacées et qui est exprimé dans les diagrammes pollenanalytiques annexes : cette étude n'a été possible que dans les niveaux riches.

Au regard de Mollon, les autres localités sont plus pauvres : *Z. acuminata* est rarissime à La Bégude et manque à Hauterives; *Pl. aquatica*, rare à Hauterives, est absent à La Bégude.

Ces résultats ne peuvent être comparés aux données des travaux d'analyse pollinique antérieurs, car aucun auteur, sauf U. Frantz (1961) qui distingue les genres *Ulmus* et *Zelkowa*, n'a essayé de fragmenter le groupe des « pollens du type *Ulmus* ».

Les macrorestes pliocènes d'*Ulmus* et *Zelkowa crenata* sont extrêmement répandus en Europe. Ceux de *Z. acuminata* ne sont connus avec certitude que du Cantal (G. Depape, 1928), mais le gisement miocène du Coiron en contient (P. Grangeon, 1958). De ce même gisement provient la seule indication de la présence de *Planera* (F. Firton *in* P. Grangeon, *l. c.*) dans le Néogène de l'Europe (2).

---

(1) Par exemple, certains pollens à arcs peu prononcés peuvent correspondre à *U. crassifolia* Nutt., espèce américaine chez laquelle des arcs faibles sont parfois présents. Les autres caractères (l'anneau de cet *Ulmus* est toujours bien délimité, le diamètre équatorial < 25 µ) s'opposent à cette détermination, qui d'ailleurs mettrait en cause l'existence même du *Planera*. Sauf à penser qu'il existait au Pliocène un *Ulmus* dont les grains avaient tous les caractères de l'actuel *Pl. aquatica*, il y a tout lieu de les considérer comme des grains de *Planera* à arcs moins marqués que de règle.

(2) Il faut évidemment excepter les anciennes citations qui proviennent d'une confusion de nom entre *Zelkowa* et *Planera*, ce dernier nom de genre devant être réservé à la seule espèce *Planera aquatica* Gmel. (= *P. richardii* Tort et Gr.) (K. Mädler, 1939, 89). La diagnose de Firtion ne permet d'ailleurs pas d'affirmer que cette confusion a été évitée : « grain possédant un contour quadrangulaire, avec pores marginaux au voisinage des sommets ».

Ulmus.

Cf. supra.

Vitacées (Microphotographie n° 28).

Pollens tricolporés, à sillons allongés (indice polaire # 0,25) et pore arrondi, angulaperturés, à *intercolpi* concaves, subprolés (P compris entre 28 et 34 µ; E compris entre 16 et 20 µ), réticulés (mailles losangiques de 1,5 à 1,8 µ de grand axe) à marge marquée par des mailles plus petites et un amincissement de l'exine.

Ces pollens sont fort proches de ceux du *Vitis vinifera* L., dont les mailles du réticule sont simplement plus petites. La complexité du genre *Vitis*, qui n'a fait l'objet d'aucune étude palynologique particulière, interdit toute précision.

Des pollens de Vitacées ont été signalés par W. Zagwijn (1960) dans le Reuvérien. De très nombreuses espèces fossiles sont connues, d'après des feuilles et des graines, du Néogène européen (G. Depape, 1928; K. Mädler, 1939; P. Grangeon, 1958).

Assez constants à La Bégude.

Woodwardia (Microphotographie n° 29).

Spores monolètes, ellipsoïdales, de grande taille (72-78 × 48-55 µ), à cicatrice très longue (50 µ environ). L'exine de ces spores est le plus souvent mince (1 µ environ) et lisse. Sur un exemplaire, l'exine plus importante (3,2 µ) présentait une ornementation rugulo-fossulée : cet ensemble de caractères évoque les spores de *Woodwardia cf. radicans*, dont des macrorestes ont été trouvés à Meximieux (G. de Saporta et A. F. Marion, 1876) et à Saint-Marcel-d'Ardèche (G. Depape, 1922). Une spore identique a été rangée dans l'espèce morphographique « *Lævigatisporites discordatus* » Th. et Pf. (1953, 59, fig. 44 du tabl. III), qui comprend par ailleurs des spores à cicatrice beaucoup plus courte et à exine très lisse.

Rare dans les trois localités.

Zelkowa.

Cf. Ulmacées (p. 611).

TYPES MORPHOGRAPHIQUES

1° ***Tricolporopollenites cingulum*** (R. Pot.) Th. et Pflug. — Pollens prolés (16-18 × 12,5-14 µ), à exine lisse mais intrarugulo-réticulée, très arrondis aux pôles et souvent rectangulaires-curvilignes en vue méridienne. L'indice polaire est petit (voisin de 0,40). L'endoaperture en ellipsoïde équatorialement allongé, légèrement étranglée, est parfois peu visible. Il est donc possible que, sous ce nom, j'aie rangé des *Tricolpopollenites liblarensis* (Th.) *fallax* (R. Pot.) Th. et Pf., les deux espèces morphographiques étant difficilement séparables (1).

Présents dans les trois localités, ces pollens représentent plusieurs *taxa* botaniques (*cf.* p. 573 et 583).

2° ***Tricolporopollenites edmundii*** (R. Pot.) Th. et Pflug. — Pollens tricolporés (sillons très longs : triangle polaire de 5-7 µ); endoapertures arrondies, très légèrement allongées selon l'équateur avec un grand diamètre (5,2 µ); peroblés (50-55 × 25-28 µ), à contour méridien prismatique (en « double cône » : W. Zagwijn, 1960); exine muritectée (endexine de 1,2 µ, ectexine de 0,4 µ supportant des clavules de 0,6 µ de diamètre, hautes de 1 µ à l'équateur et de 2,2 µ aux pôles et surtout vers les sillons, le long desquels apparaît ainsi une marge).

Les auteurs du *T. edmundii* ne parlent pas du réticule, mais celui-ci est visible sur certaines de leurs photographies (Pl. 12, fig. 126 et 130, en particulier) et W. Zagwijn *(l. c.)* le qualifie de « grossier ».

Ce type a d'abord été rapporté, soit à des Araliacées (P. W. Thomson et U. D. Pflug, 1953), soit à des Cornacées (F. Thiegart, 1940). Cependant, J. Doktorowicz-Hrebnicka (1956) a décrit un « *Pollenites parexpressus* » (p. 160 et tabl. XXI, fig. 4, 5, 7 et 8), qui ressemble beaucoup à notre pollen et qui « a les traits du pollen de *Staphylea* ». En l'occurrence, il ne s'agirait pas de l'ancêtre du *St. pinnata* L., connu du Pliocène de Francfort (K. Mädler, 1939, 111) par des macrorestes, car le pollen actuel de cette espèce est moins nettement réticulé. On peut penser au *taxon* proche du *St. trifolia* L., nord-américain, dont les graines ont été trouvées à Krosciensko (W. Szafer, 1947). Mes fossiles constituent indéniablement un lien entre « *Pollenites parexpressus* » et *Tr. edmundii*, et ceci permet d'envisager la détermination botanique de ce dernier. Etant donné l'existence de trois espèces de *Staphylea* dans le Pliocène européen (W. Szafer, *Ibidem*), d'une part, et l'hétérogénéité de l'espèce morphographique (la structure de l'exine offre tous les intermédiaires entre la réticulation et une simple fossulation), d'autre part, on peut penser que *Tr. edmundii* représente différentes espèces de Staphyléacées, qui auraient donc été particulièrement abondantes dans le Tertiaire moyen en Europe. Cette interprétation n'est qu'une hypothèse de travail. Une monographie palynologique de la famille et une étude comparée des pollens tertiaires pourraient seules la confirmer.

Cette forme pollinique est régulièrement présente dans le Tertiaire moyen de l'Europe (P. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953, 102); elle est présente dans le Pliocène hollandais inférieur et moyen (W. Zagwijn, 1960, 68).

(1) En particulier sur la figure 138 (Pl. XI), un pore semble présent sur le pollen de *Tr. liblarensis fallax* (P. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953).

3° ***Tricolporopollenites megaexactus bruhlensis*** (R. Pot.) Th. et Pflug. — Pollens tricolporés à sillons courts (indice polaire voisin de 0,5), oblés sphéroïdaux (15-18 × 15-16 µ), à exine lisse.

Présent seulement à Mollon-rivière.

Ce type morphographique appartiendrait, d'après G. Neuy-Stolz (1958) aux Cyrillacées.

4° ***Tricolporopollenites pseudocingulum*** (R. Pot.) Th. et Pflug. — Pollens tricolporés, subprolés (34-38 × 29-39 µ), sillons très longs (indice polaire d'environ 0,20), bordés par une côte qui s'évase pour donner une côte équatoriale le long des pores (eux-mêmes rectangulaires, allongés équatorialement) et à exine fovéolo-réticulée (tectée ?).

Rapporté aux Anacardiacées (*Rhus*, en particulier), ce pollen est erratique dans les trois localités, mais beaucoup plus rare à La Bégude.

5° ***Tricolporopollenites sustmanii*** Th. et Pflug. — Pollens tricolporés (indice polaire inférieur ou égal à 0,30, endoaperture en fuseau selon l'équateur : 6 × 8,2 µ), subprolés (34-38 × 28-30 µ), exine intectée clavulée (diamètre des clavules # 2 µ, hauteur 1,2 µ); l'alignement des clavules forme un réticule, dont les lumières diminuent vers les pôles et surtout vers les sillons, mais insensiblement sans ménager une marge.

Nos grains sont très proches du type fréquent dans les lignites néogènes rhénans. W. Zagwijn (1960) a trouvé dans le Pliocène et le Pléistocène récent un pollen très voisin qu'il a déterminé comme *Phellodendron*, mais la taille est légèrement plus grande (40 µ) et l'endoaperture est un « sillon équatorial ». Ces différences me font conserver le nom du type morphographique bien que le genre *Phellodendron* soit très vraisemblable dans le Pliocène rhodanien.

Présent seulement à Mollon et La Bégude.

6° ***Sporites (Pollenites ?) ligneolus*** R. Pot. (1931-1934). — Spores (?) inaperturées (?), fusiformes, mesurant de 100 à 120 µ dans le plus grand axe, à exine de 3 à 4 µ d'épaisseur, réticulées (lumières allongées de 6-12 × 2-5 µ, mur de 1-3 µ de largeur, baccules — ou gemmules — parfois individualisées aux angles du mur).

Cette diagnose est conforme à la description symbolique *princeps* de R. Potonié (1931, 28, Pl. 2, fig. V, 25 *a*). Plus exactement, par sa taille moyenne et la netteté du réticule, elle se rapproche de la forme *intermedius* décrite par G. Raatz (1937, 13, fig. 12).

Cette spore (d'abord désignée comme « *Pollenites* » par son auteur) a été longtemps considérée comme un reste d'origine animale (R. Potonié, 1951) et plus précisément comme un « statoblaste de Bryozoaire » (P. W. Thomson et H. D. Pflug, 1953, 113). Récemment,

P. W. Weyland *et al.* (1960) ont estimé qu'il s'agissait d'un pollen monocolpé (*cf.* p. 618).

Présent dans quelques niveaux de Mollon, *Sp. ligneolus* est considéré généralement comme caractéristique de l'Oligo-Miocène.

FORMES POLLINIQUES NOUVELLES

Je crois devoir donner la description de quatre pollens que je n'ai pas pu déterminer, mais qui sont bien caractérisés :

1° ***Sporomorphes inaperturés échinulés*** *(microphotographie n° 29)*, sphériques ou légèrement ellipsoïdaux (22-25 µ de diamètre), exine épaisse de 1,5 µ, homogène; échinules légèrement courbes, hautes de 2 µ environ et de 0,8 à 1 µ de diamètre à la base, très clairsemées.

Proches des pollens d'*Hydrocharis*, de *Lemna*, de *Smilax*, ces sporomorphes en diffèrent par des caractères importants. Ils sont souvent ouverts suivant une ligne qui sépare le grain en deux parties inégales, et on peut penser qu'il s'agit d'un grain monocolpé à opercule, donc d'un pollen de Nymphéacée. C'est l'interprétation de J. Doktorowicz-Hrebnicka (1956, 102 et 157) pour son « *Pollenites pseudohirsutus* », très semblable au fossile rhodanien (il en diffère par des échinules plus longues atteignant 5 µ). La référence au genre *Euryale* avancée par cet auteur est tout à fait surprenante, vu les dimensions et la forme du pollen de cette Nymphéacée (*cf.* p. 586).

Des pollens assez semblables se rencontrent chez une Renonculacée d'Extrême-Orient (G. Erdtman, 1952, 374 : *Souliea vaginata*), mais sans trace de sillon.

Sous le nom de *Monocolpopollenites piliferus*, P. W. Weyland *et al.* ont décrit (1960, 79-80, tabl. II, fig. 2-7) une forme pollinique assez semblable qu'ils attribuent aussi aux Nymphéacées (seules les échinules sont légèrement plus longues et plus espacées dans le fossile rhodanien).

Bien que cette forme pollinique soit apparentée aux formes du Pliocène de Pologne et de Grèce, je l'ai désignée sous le nom d' « Inaperturé échinulé » parce que, d'une part, elle possède une individualité certaine et que, d'autre part, rien ne prouve que le « colpus » ne soit pas le résultat d'un éclatement mécanique.

Rares à Mollon et à Hauterives (dans les trois niveaux de la base seulement), ces formes polliniques sont abondantes à La Bégude où leurs variations de fréquence sont significatives.

2° ***Grains inaperturés (?) réticulés*** *(microphotographie n° 30)*, sphériques (diamètre de 16 à 24 µ), à exine tectée (endexine et ectexine

de même épaisseur), épaisse de 1,8 μ, réticule très régulier (lumières de 0,3 μ de diamètre, murs de 0,2 μ d'épaisseur).

Comme le précédent, ce sporomorphe est souvent ouvert suivant une ligne presque fermée et évoque alors un pollen de Nymphéacée.

Présent à Hauterives seulement, où il est abondant.

3° ***Tricolpés clavulés*** *(microphotographie n° 31)*, à sillons très longs (t = 3) et légèrement étranglés à l'équateur, prolé (52-55 × 30-32 μ), clavules très réguliers (1,6 μ de haut, 0,4 μ de diamètre à la base et 0,8 μ à l'extrémité), reposant sur une exine de 0,5 μ d'épaisseur. Ces clavules donnent l'impression d'un réticule très semblable à celui figuré par G. Erdtman (1952, 70, fig. 29 *B*) pour le *Leontice smirnowii* (Berbéridacées), mais la « L. O.-Analyse » est différente.

Ces pollens très bien caractérisés ne sont présents qu'à La Bégude.

4° ***Grains monocolpés, réticulo-rugulés*** *(microphotographie n° 32)*, de grande taille (35 × 67,6 μ) à exine tectée épaisse de 1,9 μ (ectexine égalant le quart de l'endexine), lumières de 5,2 μ de diamètre maximum, mailles souvent ouvertes.

Trouvés dans deux niveaux de Hauterives (16 et 19) et dans trois niveaux de La Bégude (24, 30 et 39).

P. W. Weyland *et al.* ont récemment *(l. c.)* repris l'étude des *Sporites ligneolus* R. Pot. à propos des pollens monocolpés du Pliocène grec. Ces auteurs ont cru pouvoir avancer que le *S. ligneolus* est réellement un pollen monocolpé faisant partie d'une espèce morphographique nouvelle le « *Monocolpopollenites ligneolus* ». Celle-ci rassemblerait des pollens fusiformes, dont le grand axe est supérieur à 40 μ, à exine épaisse (plus de 2 μ) bi-lamellaire, diversement structurée et sculptée, et pourvus d'un *colpus* (*Id.* 82). Cette espèce morphographique comporterait trois groupes de formes :

— le groupe G l : exine lisse; dimension comprise entre 50 et 100 μ;

— le groupe R g : exine finement rugulée; dimension comprise entre 80 et 160 μ;

— le groupe R t : exine réticulée; mur formé de verrues ou de clavules; dimension pouvant atteindre 150 μ.

Les pollens « monocolpés réticulo-rugulés » de La Bégude et Hauterives font donc partie des *Monocolpopollenites ligneolus*, mais on ne peut les rapporter à aucune des trois formes citées.

Avec les palynologues allemands, nous pouvons avancer que toutes ces formes affines appartiennent à des Iridacées ou à des Amaryllidacées.

Les sporomorphes que nous avons décrits sous ce nom, à cause de leur conformité avec le type de Potonié, appartiendraient donc au groupe R t.

TABLEAU III. — ***Liste alphabétique des taxa et formes polliniques observés et leur répartition par gisement.***

	MOLLON	LA BÉGUDE	HAUTE-RIVES	
1. *Abies concolor*	+	+	+	
2. *Abies pectinata*	+	+	+	
3. *Abies pinsapo*	+	+	+	
4. *Acer* divers	+	+	+	
5. *Acer negundo*	+		+	
6. *Adiantum (capillus-veneris, reniforme)*	+	+		
7. *Aesculus (hippocastanum)*	+		+	
8. Alismacées *(Alisma)*	+			
9. *Alnus* divers	+	+	+	
10. *Alnus nepalensis*	+		+	
11. Araliacées *(Acanthopanax)*			+	
12. *Arbutus*	+	+		
13. *Betula*	+	+	+	
14. *Buxus (sempervirens)*	+	+	+	
15. *Carpinus*	+	+	+	
16. *Carya gr. aquatica*	+	+	+	
17. *Carya* divers	+	+	+	
18. *Castanea (sativa)*		+		
19. *Cedrus atlantica*	(+)	+	+	
20. Celastracées *(Celastrus)*	(+)	+		
21. *Chamaecyparis*	+	+	+	
22. Chenopodiacées	+	+	+	
23. Composées	+	+	+	
24. *Corylus (avellana)*	+	+	+	
25. Crucifères	+	+	+	
26. Cupressacées méditerranéennes *(Cupressus, Tetraclinis, Juniperus)*	+	+	+	
27. Cypéracées	+	+	+	
28. *Davallia canariensis*		+		
29. *Drosera*				Gévrieux.
30. *Elatine*	+	+		
31. *Engelhardtia (chrysolepis)*	+	+	+	
32. Ericacées	+	+	+	
33. *Eucommia (ulmoides)*	+			Gévrieux.
34. *Euryale (ferox)*	+			
35. *Fagus (orientalis)*	+	+	+	
36. *Fraxinus cf. ornus*	+	+	+	
37. *Ginkyo (biloba)*		+		St-Geniès.
38. *Glyptostrobus*	+	+	+	
39. Graminées	+	+	+	
40. *Hydrocotyle*	+		+	
41. *Ilex aquifolium*	+	+	+	
42. *Ilex canariensis*	+	+	+	
43. Joncacées	+	+	+	
44. *Juniperus (communis)*	+		+	
45. *Juglans cinerea*	+	+		
46. *Juglans regia*	+	+	+	
47. *Keteleeria*	+	+	+	
48. Labiées	+	+	+	

TABLEAU III. — ***Liste alphabétique des taxa et formes polliniques observés et leur répartition par gisement*** (suite).

	MOLLON	LA BÉGUDE	HAUTE-RIVES	
49. *Larix*			+	
50. Légumineuses	+	+	+	
51. *Liquidambar europaeum*	+	+		
52. *Liquidambar orientalis*	+	+	+	
53. *Liriodendrom (tulipifera)*	+			
54. *Lonicera*	+			
55. *Lycopodium (selago)*	+		+	
56. *Lygodium*	+			
57. *Magnolia*	+			
58. *Metasequoia (glyptostroboides)*		+ ?	+ ?	
59. Myricacées *(Myrica)*	+	+	+	
60. *Myriophyllum*	+	+	+	
61. *Nymphæa*	+	+	+	
62. *Nyssa*	+	+	+	
63. *Oenanthe*	+		+	
64. Oléacées	+	+	+	
65. Ombellifères	+	+	+	
66. *Ophioglossum (vulgatum)*	+		+	
67. *Osmunda cinnamomea*	+	+		
68. *Osmunda claytoniana*	+	+	+	
69. *Osmunda regalis*	+			
70. *Ostrya*	+	+	+	
71. Palmacées *(Sabal)*	+	+		
72. *Picea excelsa*	+	+	+	
73. *Picea morinda*	+	+	+	
74. *Picea omoricoides*	+	+	+	
75. *Pinus canariensis*	+	+		
76. *Pinus coulteri*	+		+	
77. *Pinus halepensis*	+	+	+	
78. *Pinus haploxylon* « emboîtant type 1 »	+	+	+	
79. *Pinus haploxylon* « emboîtant type 2 »	+	+	+	
80. *Pinus cf. laricio*		(+)	+	
81. *Pinus massoniana (ou P. densiflora)*	+	+	+	
82. *Pinus mesogeensis*	+	+	+	
83. *Pinus peuce (ou P. strobus)*	+		+	
84. *Pinus pinea*	+	+	+	
85. *Pinus rigida*	+			
86. *Pinus silvestris*	+	+	+	
87. *Pinus stellwagii*	+	+	(+)	
88. *Planera aquatica*	+		+	
89. *Platycarya (strobilacea)*	+	+		St-Geniès.
90. Plombaginacées	+	+		
91. *Podocarpus 1*	+	+	+	
92. *Podocarpus 2*	+	+	+	
93. Polypodiacées	+	+	+	
94. *Populus*	+	+	+	
95. *Potamogeton*	+	+	+	
96. *Pseudolarix*	+	+	+	
97. *Pseudotsuga*	+		+	
98. *Pterocarya (fraxinifolia)*	+	+	+	
99. *Quercus cerris*	+			

TABLEAU III. — *Liste alphabétique des taxa et formes polliniques observés et leur répartition par gisement* (fin).

	MOLLON	LA BÉGUDE	HAUTE-RIVES
100. *Quercus divers*	+	+	+
101. *Quercus mediterranea*	–	+	–
102. *Quercus pubescens*	+	+	–
103. *Quercus sessiliflora*	+		+
104. Rhamnacées	+	+	+
105. *Rhododendron*	+		+
106. Rosacées (*Poterium s. l.*)		–	
107. *Salix*	+	+	+
108. Sapotacées (*Sapota ?*)	+	+	
109. *Sciadopytis (verticillata)*	+	+	+
110. *Selaginella (cf opus)*	+		
111. *Selaginella (cf. eggersii)*	+		(–)
112. *Selaginella (selaginoides)*	+		+
113. *Sequoia (sempervirens)*	+	+	+
114. *Sequoiadendron (giganteum)*	+	+	+
115. *Sium (?)*			+
116. *Sphagnum*	+	+	–
117. *Symplocos*	+	+	+
118. Taxacées (*Taxus, Torrega, Cephalotaxus*	+	–	+
119. *Taxodium (distichum)*	+	–	+
120. *Tilia*	+	+	+
121. *Tsuga canadensis*	+	–	+
122. *Tsuga caroliniana*	+	+	–
123. Typhacées (*Typha*)	+	+	–
124. *Ulmus*	+	+	+
125. Vitacées		+	
126. *Woodwardia (radicans)*	+	+	+
127. *Zelkowa acuminata*	–	+	
128. *Zelkowa crenata*	+	+	–
129. *Tricolporopollenites cingulum*	+	+	+
130. *Tricolporopollenites edmundii*	+	+	–
131. *Tricolporopollenites megaexactus*			
132. *Tricolporopollenites pseudocingulum*	–	(–)	+
133. *Tricolporopollenites sustmanii*	+	+	
134. *Sporites ligneolus*	+		
135. Inaperturé échinulé	+	+	+
136. Inaperturé réticulé			+
137. Tricolpé clavulé		+	
138. Monoculpé réticulorugulé		+	+
139. Hystrichosphères		+	

II. — SYNTHÈSE FLORISTIQUE

Le tableau III fait état du bilan de cette analyse des flores polliniques des trois gisements. Les 139 *taxa* et formes polliniques rencontrés y sont rangés par ordre alphabétique.

Leur rang, dans le cadre de la systématique des plantes actuelles, est très inégal.

1° Pour *17*, seul un nom de famille peut être avancé. Ce sont, par ordre alphabétique, les suivantes :

Polypodiacées.
Taxacées.
Chénopodiacées.
Composées.
Crucifères.
Cypéracées.
Ericacées.
Graminées.
Joncacées.
Labiées.
Légumineuses *(cf. Tr. cingulum)*.
Oléacées.
Ombellifères.
Plombaginacées.
Rhamnacées.
Sapotacées.
Vitacées.

2° Pour *7*, un nom de genre est probable :

Alismacées *(Alisma)*.
Araliacées *(Acanthopanax)*.
Celastracées *(Celastrus)*.
Myricacées *(Myrica)*.
Palmacées *(Sabal)*.
Rosacées *(Poterium s. l.)*.
Typhacées *(Typha)*.

3° *29* correspondent assez exactement à un genre :

Sphagnum.
Lygodium.
Chamæcyparis.
Glyptostrobus.
Keteleeria.
Larix.
Pseudolarix.
?Pseudotsuga.
Arbutus.
Betula.
Carpinus.
Drosera.
Elatine.
Hydrocotyle.
Lonicera.
Magnolia.
Myriophyllum.
Nymphæa.
Nyssa.
Œnanthe.
Ostrya.
Populus.
Potamogeton.
Rhododendron.
Salix.
Symplocos.
?Sium.
Tilia.
Ulmus.

4° Les « Cupressacées méditerranéennes » correspondent à un groupe restreint de genres *(Tetraclinis, Cupressus p. p., Juniperus p. p.)*.

5° *25* évoquent plus ou moins fortement une espèce actuelle :

Lycopodium (selago).[1]
Ophioglossum (vulgatum).
Selaginella (selaginoides).
Selaginella (cf. apus).
Selaginella (cf. eggersii).
Woodwardia (radicans).
§*Ginkyo (biloba).*
Juniperus (communis).
?§*Metasequoia (glyptostroboides).*
§*Sciadopitys (verticillata).*
§*Sequoia (sempervirens).*
§*Sequoiadendron (giganteum).*
§*Taxodium (distichum).*
Æsculus (hippocastanum).
Buxus (sempervirens).
Castanea (sativa).
Corylus (avellana).
Engelhardtia (chrysolepis).
§*Eucommia (ulmoides).*
§*Eurgale (ferox).*
Fagus (orientalis).
Fraxinus (ornus).
Liriodendron (tulipifera).
§*Platycarya (strobilacea).*
Pterocarya (fraxinifolia).

Pour *9*, pourtant, il s'agit de genres actuellement monospécifiques (marqués du signe §), ce qui augmente le caractère subjectif de la ressemblance.

6° Pour *4*, il s'agit d'un ensemble d'espèces assez mal limité :

Acer divers, *Alnus* divers, *Carya* divers, *Quercus* divers.

7° *9* se rattachent à un groupe bien délimité d'espèces :

Adiantum (*capillus-veneris* ou *reniforme*).
Abies concolor (ou *A. grandis*, ou *A. lowiana*).
Abies pectinata (ou *A. nebrodensis*, ou *A. numidica*, ou *A. cilicica*).
Abies pinsapo (ou *A. cephalonica*, ou *A. nordmanniana*).

Pinus mesogeensis (ou *P. pinaster*, ou *P. lambertiana*, ou *P. sabiniana*).
Pinus peuce (ou *P. strobus*).
Pinus massoniana (ou *P. densiflora*).

Carya aquatica (ou *C. pecan*).
Quercus mediterranea (*Q. ilex* et — ou — *Q. coccifera*).

8° *29* montrent une affinité particulière, plus ou moins étroite avec une seule espèce actuelle (sans que, cependant, on puisse toujours affirmer qu'il existe entre le fossile représenté et l'espèce actuelle une filiation directe ou immédiate) :

Davallia canariensis.
Osmunda cinnamomea.
Osmunda claytoniana.
Osmunda regalis.
Cedrus atlantica.
Picea excelsa.
Pinus canariensis.
Pinus coulteri.
Pinus halepensis.
Pinus (laricio).
Pinus pinea.
Pinus rigida.
Pinus silvestris.
Tsuga canadensis.
Tsuga caroliniana.
Acer negundo.
Alnus cf. nepalensis.
Ilex aquifolium.
Ilex canariensis.
Juglans cinerea.
Juglans regia.
Liquidambar europæum.
Liquidambar orientalis.
Planera aquatica.
Quercus cerris.
Quercus pubescens.
Quercus sessiliflora.
Zelkowa acuminata.
Zelkowa crenata.

9° 7 représentent des végétaux disparus dont les affinités avec des *taxa* actuels ou des espèces fossiles connues par des macrorestes peuvent être plus ou moins précisées :

Picea cf. morinda.
Picea omoricoides.
Pinus « haploxylon » emboîtant type 1.
P. id. type 2.
Pinus stellwagii.
Podocarpus type 1.
Podocarpus type 2.

10° Il s'y ajoute *six* types morphographiques déjà bien connus et dont l'identité botanique est plus ou moins soupçonnée :

Tricolporopollenites cingulum (Légumineuses ?).
Tr. edmundii (Staphylea ?).
Tr. megaexactus bruhlensis (Cyrillacées ?).
Tr. pseudocingulum (Anacardiacées ?).
Tr. sustmanii (Phellodendron ?).
Sporites ligneolus (?).

11° Enfin, quatre formes bien caractérisées sont décrites, parmi lesquelles deux peuvent correspondre à des Nymphéacées, tandis qu'une troisième représente certainement une Iridacée ou une Liliacée.

12° Des Hystrichosphères s'ajoutent à ce matériel.

L'étude comparée de la flore pollinique des trois localités étudiées porte seulement sur 56 *taxa* et formes polliniques, puisque 81 sont communs aux trois gisements (1).

1° *Mollon.*

C'est la localité la plus riche avec 126 types polliniques. Parmi les 13 (2) qui lui sont propres, on remarque que 5 (3) ont généralement leur optimum (ou correspondent à des plantes qui ont leur optimum) dans les sédiments miocènes, voire paléogènes; ils stigmatisent surtout la plus grande ancienneté de la flore. Parmi les autres, les Alismacées et *Euryale* traduisent surtout la nature lacustre du milieu de dépôt.

Parmi les 14 types communs à Mollon et La Bégude (4), donc absents seulement de Hauterives, 3 (5) revêtent un certain caractère

(1) *Drosera,* trouvé seulement à Gévrieux, et *Metasequoia,* trop difficilement saisissable, exceptés.

(2) *Lygodium, Osmunda regalis, Selaginella (apus), Pinus rigida, Alisma, Eucommia, Euryale (ferox), Liriodendron tulipifera, Lonicera, Magnolia, Quercus cerris, Sporites ligneolus, Tr. megaexactus.*

(3) *Lygodium, Pinus rigida, Liriodendron, Sporites ligneolus, Tr. megæxactus.*

(4) *Adiantum, Osmunda cinnamomea, Pinus canariensis, Arbutus,* Celastracées, *Elatine, Juglans cinerea, Liquidambar europæum,* Palmacées, *Platycarya,* Plombaginacées, Sapotacées, *Zelkowa acuminata, Tr. sustmanii.*

(5) *Osmunda cinnamomea,* Sapotacées et *Tr. sustmanii.*

archaïque, tandis que 5 (1) ont un caractère exotique ou thermophile marqué. Par rapport à la flore de Hauterives, cette particularité peut être liée au plus grand âge de la flore de Mollon, tandis que, par rapport à celle de La Bégude on peut invoquer la différence de latitude.

Dans le groupe des 17 types communs à Mollon et Hauterives (2), 3 (3) correspondent à des plantes liées au milieu de dépôt, tandis que 7 autres (4) indiquent un milieu plus continental ou plus montagnard par rapport à La Bégude.

La palynoflore de Mollon se caractérise donc surtout par sa richesse et ressemble, pour des raisons différentes, à peu près également à La Bégude et à Hauterives.

2° *La Bégude.*

Parmi les 105 types trouvés dans cette localité, 8 lui sont exclusifs (5). Parmi eux, *Davallia* et *Dendriopoterium* (?) correspondent à des espèces actuellement canariennes, tandis que les Vitacées correspondent à la proximité de ripisylves et que les Hystrichosphères sont liées au milieu marin. *Castanea* et *Ginkyo,* seuls, indiquent, peut-être, une végétation plus thermophile.

La Bégude et Hauterives n'ont en commun que le *Pinus (laricio),* actuellement méditerranéo-montagnard, et les Monocolpés réticulo-rugulés qui semblent exprimer une certaine thermophilie d'après leur répartition pliocène.

3° *Hauterives.*

C'est la localité la plus pauvre, avec 103 formes polliniques, dont trois exclusives seulement (6). Hormis les très rares pollens d'Araliacées *(Acanthopanax),* il s'agit de plantes qui traduisent surtout le dépôt en milieu lacustre.

La palynoflore d'Hauterives est donc peu caractéristique et présente, du fait d'un environnement montagnard, plus d'affinités avec celle de Mollon qu'avec celle de La Bégude.

(1) *Pinus canariensis, Arbutus,* Celastracées, Palmacées, *Zelkowa acuminata.*

(2) *Lycopodium (selago), Ophioglossum (vulgatum), Selaginella (eggersii), S. selaginoides, Juniperus (communis), Larix, Pinus coulteri, Pinus peuce* (ou *P. strobus*), *Pseudotsuga, Acer negundo, Alnus nepalensis, Æsculus, Hydrocotyle, Œnanthe, Planera (aquatica), Quercus sessiliflora, Rhododendron.*

(3) *Hydrocotyle, Œnanthe* et *Planera.*

(4) *Juniperus (communis), Larix, Pinus peuce, Pseudotsuga, Alnus nepalensis, Quercus sessiliflora, Rhododendron.*

(5) *Davallia canariensis, Gynkyo biloba, Castanea,* Rosacées, *Dendriopoterium,* Vitacées, Tricolpé clavulé, Hystrichosphères.

(6) Araliacées *(Acanthopanax),* Inaperturés échinulés (Nymphéacées ?), *Sium ?*

En résumé, cette étude, purement qualitative des restes palynologiques, met surtout en valeur l'influence de l'ensemble des milieux de chacune des zones de production pollinique. L'âge relatif des gisements est beaucoup moins sensible et, si Mollon paraît plus vieux, c'est seulement parce que la signification historique d'un petit nombre de pollens, relativement rares, est connue par ailleurs.

Ceci souligne la vanité de toute corrélation stratigraphique basée sur la flore dans une aire paléogéographiquement hétérogène en même temps que la grande sensibilité du matériel palynologique.

Cependant, la relative individualité floristique de La Bégude montre que l'image pollinique qualitative s'applique à un domaine fini.

III. — COMPARAISON AVEC LES MICRO- ET MACROFLORES DU MÊME AGE

Cet ensemble diffère peu des flores polliniques européennes pliocènes (1) connues depuis les basses vallées du Main (H. Wolff, 1934) et du Rhin (W. Zagwijn, 1960), la Hesse (G. Leschik, 1951), le Hartz (U. Frantz, 1961) jusqu'à la Pologne du Sud (W. Szafer, 1954) ou du Nord (J. Doktorowicz-Hrebnicka, 1956), la Russie (Katz N. J. et S. V., 1962) et la Grèce (W. Weyland et H. Pflug, 1957; W. Weyland *et al.*, 1960). Eu égard à la conception de la détermination des formes polliniques adoptées dans ce travail, la flore rhodanienne s'avère d'une richesse moyenne par rapport à ses contemporaines, excepté peut-être celles de Kama et de Grèce qui semblent moins riches.

La seule nouveauté remarquable réside dans les déterminations spécifiques concernant les genres *Abies* (Katz N. J. et S. V. signalent seulement *A. sibirica* Ledeb.), *Pinus* (J. Docktorowicz-Hrebnicka cite *P. silvestris* et *massoniana-densiflora*), *Picea* (Katz N. J. et S. V. signalent *P. obovata* Ledeb. et *P. omorica* Panc.) et *Quercus*. Elles résultent d'une différence de méthode et ne permettent aucune comparaison paléofloristique.

Pour la même raison, je ne peux faire état de *Acanthopanax, Alisma, Euryale, Planera, Platycarya, Sequoiadendron,* comme des Labiées et Légumineuses, signalés plusieurs fois implicitement sous des identités morphographiques.

Six formes polliniques identifiées correspondent ainsi réellement à des nouveautés : Celastracées, *Davallia, Elatine, Selaginella cf. apus*

(1) Presque tous les travaux pollenanalytiques intéressant le Pliocène de notre région (G. Mazenot, 1945; F. Firtion, 1946; Fr. Bourdier *et al.*, 1956; B. Duverne, 1957) constituent des reconnaissances à des fins stratigraphiques : les listes de formes polliniques correspondantes sont courtes. Dans le travail plus détaillé de M^lle^ H. Méon (1963), tous les principaux types cités ici figurent (54 formes polliniques à Mollon-rivière), mais je n'ai pas retrouvé les Malvacées, ni les Thyméléacées (constituant 100 % du spectre MR3 II, 54) citées par cet auteur.

et *S. eggersii* et *Woodwardia*; il faut ajouter les Tricolpés clavulés et les Inaperturés réticulés. A l'exception des *Elatine* et Inaperturés-réticulés qui traduisent surtout l'humidité du milieu de dépôt, il s'agit de pollens très rares. Les formes déterminées correspondent actuellement à des éléments macaronésiens ou américains; parmi elles *Woodwardia* est connue par des macrorestes miocènes de Russie, Bohême et Croatie (G. Depape, 1922, 112). Seuls seraient caractéristiques du Sud-Ouest européen le *Celastrus* (connu aussi par des macrofossiles rhodaniens), le *Davallia* et les Sélaginelles.

Si, inversement, on relève les formes polliniques qui manquent dans nos listes par rapport à celles des diverses régions où des gisements de même âge ont été étudiés, on constate qu'il s'agit aussi surtout de formes rares et peu significatives :

— dans la basse vallée du Rhin (W. Zagwijn, *l. c.*), *Artemisia, Eleagnus, Equisetum, Filipendula,* Rubiacées, *Shepherdia;*

— dans la région du Harz (U. Frantz, *l. c.*), *Equisetum* et *Salvinia natans.*

Seuls les *Abies sibirica* et *Picea obovata* de Kama (55° lat. N) (Katz N. J. et S. V., *l. c.,*) et le *Tsuga densifolia* de Pologne (J. Doktorowicz-Hrebnicka, *l. c.*) sont représentés par des pollens fréquents, mais la différence de latitude est considérable.

Par rapport à la flore du Pliocène de Grèce (P. W. Weyland et H. D. Pflug, *l. c.;* M. Weyland *et al., l. c.*), la comparaison est plus instructive. Six types font défaut dans la région rhodanienne : Gleicheniacées (?), *Monocolpopollenites græcus* Weyl. *et al.* (Nymphéacée ou Aracée), *M. culleus* Weyl. *et al.* (Nymphéacée), *Smilax* et deux types de Composées; par contre, sur les six types nouveaux décrits à Ptolemaïs (donc, vraisemblablement inexistants en Europe centrale), deux se retrouvent sous des formes presque identiques (*Monocolpopollenites piliferus* et *M. ligneolus,* forme Rt ou Rg) dans la vallée du Rhône pliocène.

Au total, la flore pollinique du Pliocène rhodanien montre, par rapport à celle du Nord-Ouest de l'Europe moyenne, une faible originalité qui tient surtout à des éléments macaronésiens, tandis qu'elle se rapproche légèrement de celle de Grèce par des éléments qui semblent caractériser la zone méridionale de l'Europe entière.

Les macrorestes contemporains de la région représentent 81 « espèces » seulement (G. de Saporta et A. F. Marion, 1876; L. Laurent, 1911 *a*; G. Depape, 1922).

La liste des « espèces » diffère de celle des *taxa* palynologiques, d'abord parce que les macrorestes permettent une détermination beaucoup plus détaillée au sein de certains genres *(Populus, Alnus, Quercus, Acer),* tandis que l'inverse est plus rare avec les pollens *(Liquidambar, Osmunda).*

Abstraction faite de ces décalages taxonomiques, on constate que

29 *taxa* CONNUS DE RESTES MACROSCOPIQUES NE SONT PAS REPRÉSENTÉS DANS LE MATÉRIEL PALYNOLOGIQUE (1) :

**Annona Iortetii* Sap. et Marion : M.
**Apollonias canariensis* Nees : M.
**Buettneria tiliifolia* (Al. Br.) Dep. : SM, Th.
Cinnamomum polymorphum Heer. : SM.
**Cocculus latifolius* Sap. et Marion : M.
**Cornus aff. sanguinea* L. : SM.
Daphne princeps Sap. et Mar. : M.
Diospyros brachysepala Al. Br. : SM, Th.
Diospyros protolotus Sap. et Marion : M, F.
Laurus canariensis Webb *pliocenica* Sap. et Marion : SM, Th, D, M
**Nerium oleander* L. : Th, M, F.
Notelea excelsa Webb : SM.
**Oreodaphne heeri* Gaud. : SM, Th, M, F.
Persea amplifolia Sap. : M.
Persea carolinensis Nees. var. *assimilis* Sap. et Marion : M.
Persea indica Spreng. *pliocenica* Laur. : SM, Th.
Pirus canescens Sap. : Th.
**Platanus aceroides* Ung. : SM, Th, B, E, V, D, M.
Polygonatum pliocenicum Depape : SM.
Punica planchonii Sap. et Marion : M.
Robinia arvernensis Laur. : SM.
**Sapindus bilinicus* Ett. : Th.
**Smilax tagionii* Gaud. : Th.
**Smilax mauritanica* Desf. : SM, V.
**Sassafras ferretianum* Mass. : SM, Th, V, D.
Trapa silesiaca Goep. : V.
Viburnum pseudo-tinus Sap. : M, SM.
**Viburnum rugosum* Pers. : M.
**Zanthoxylon juglandinum* Heer. : SM.

Par contre, 67 FORMES POLLINIQUES CORRESPONDENT A DES VÉGÉTAUX QUI N'ONT LAISSÉ AUCUNE TRACE MACROSCOPIQUE :

Davallia.	*Taxus.*	*Eucommia.*
Lygodium.	*Tsuga.*	*Euryale.*
		Joncacées.
Abies (3 types).	*Æsculus.*	Labiées.
Cephalotaxus.	**Acanthopanax.*	*Myriophyllum.*
Chamæcyparis.	*Alisma.*	**Nyssa.*
Juniperus communis.	**Carya aquatica.*	Ombellifères (3 types).
Keteleeria.	Chenopodiacées.	**(Phellodendron).*
Larix.	Composées.	*Planera.*
Picea (2 types).	Crucifères.	**Platycarya.*
Pinus (13 types).	Cypéracées.	Plombaginacées.
Podocarpus (2 types).	*Drosera.*	*Potamogeton.*
Pseudolarix.	*Elatine.*	*Pterocarya.*
Pseudotsuga.	*Engelhardtia.*	**Sapotacées.*
Sciadopitys.	Ericacées.	**Symplocos.*

(1) Dans la liste suivante, les localités sont signalées comme suit : M : Meximieux (Ain) (DE SAPORTA et A. F. MARION, 1876) ; SM : Saint-Marcel-d'Ardèche (G. DEPAPE, 1922) ; F : Vallée de Furans (Ain) (L. LAURENT, 1911 *a*) ; Th : Théziers (Gard) ; V : Vacquières (Gard) ; D : Domazan (Gard) ; E : Eurre (Drôme) ; B : Bagnols (Gard) (G. DEPAPE, 1922).

Les différences qui séparent ces deux listes sont liées aux faits suivants :

1° La fragilité des pollens des Lauracées (huit parmi les macrorestes) et des *Smilax* (deux) suffit à expliquer leur absence dans le matériel pollinique.

2° 7 % (2/30) seulement des espèces représentées uniquement par les macrorestes sont des herbacées, tandis qu'on en compte 28 % (19/67) parmi les espèces représentées seulement par leur pollen.

3° Tous les arbres connus seulement de macrorestes sont entomogames (sauf le Platane ?), alors que 44 des 48 connus seulement par le pollen (*Æsculus, Acanthopanax, Lonicera, Phellodendron,* exceptés) sont anémogames.

4° La détermination « spécifique » des feuilles fossiles — particulièrement lorsque, malgré la rareté et la précarité du matériel, le paléontologiste est animé du désir de « pulvériser » les *taxa* fossiles (G. de Saporta) — tend encore à augmenter artificiellement la représentation (en nombre d'espèces) des végétaux qui, du fait de leur écologie, sont déjà macroscopiquement surreprésentés.

5° 40 % (13/28) des arbres ou lianes entomogames connus des macroflores ont des correspondants actuels habitant exclusivement les lieux frais (1), voire le bord immédiat des eaux, alors que la proportion n'est que de 7 % (8/48) pour les *taxa* connus seulement par les pollens. Cette constatation, relevée par plusieurs auteurs de comparaisons similaires (F. Firtion, 1946; A. Straus, 1952; W. Szafer, 1954; H. Grebe, 1955; U. Frantz, 1961), tient justement à la plus grande facilité de transport du pollen des arbres anémogames (2).

Il s'avère donc que micro- et macrorestes donnent une image quelque peu complémentaire d'une même flore, les plantes fragiles et celles des lieux secs étant moins bien représentées dans les flores foliaires (3) que dans les flores polliniques qui reflètent un plus large éventail de milieux.

Sur le plan de l'étude comparée de la répartition géographique actuelle des plantes représentées par les macro- et microrestes, ce caractère complémentaire n'est pas sans conséquences.

Si, se modelant sur l'analyse faite par G. Depape (1922, 219-227), on distingue 5 groupes bien circonscrits, on est contraint d'éliminer beaucoup de *taxa* palynologiques non significatifs ou ambigus. Comme

(1) Marqués d'un astérisque (*) sur les listes correspondantes.

(2) Les deux herbacées des macroflores sont des plantes aquatiques, mais ces dernières sont aussi largement majoritaires (9/15) parmi les espèces herbacées connues seulement par leur pollen : la fragilité des parties végétatives comme la rareté du pollen sont compensées par la facilité du transport au lieu de dépôt. Dans le même sens joue la difficulté de dissémination du pollen des herbacées anémogames des strates sous-arborescentes.

(3) Aucune flore à graine ou à fruit n'est connue de la région rhodanienne. Par analogie avec celles du Massif Central français, de la région rhénane ou d'Angleterre (E. M. Reid, 1920 *a* et 1923; G. Depape, 1928), on peut penser que dans une telle flore, au moins aussi riche que celle des *taxa* polliniques, s'observerait une nette dominance des végétaux des bords des eaux avec une forte représentation des herbacées.

le montre le tableau ci-dessous, les chiffres obtenus à partir des deux types de fossiles sont comparables, les pollens fournissant même une liste où les éléments indigènes sont plus faiblement représentés.

	Macroflore	*Microflore*
Groupe de l'Amérique du Nord.....	16	22
Groupe d'Extrême-Orient	11	14
Groupe des Canaries	7	5
Groupe de la région méditerranéenne....	31	40
Groupe d'Europe occidentale	16	

Il en va autrement si l'on se contente de faire les pourcentages des plantes actuellement exotiques; il est de 66 % pour les macrorestes (G. de Saporta et A. F. Marion, 1876; L. Laurent, 1911 *a*; G. Depape, 1922) et de 50 % seulement pour les pollens (64/127).

Cette différence prend toute sa signification si l'on remarque que le tri opéré en vue d'une analyse paléofloristique détaillée joue en faveur des *taxa* qui sont palynologiquement et taxonomiquement les plus isolés, en même temps que géographiquement disjoints et exotiques, au détriment de ceux qui, plus diversifiés, ont des représentants indigènes. On est donc fondé à penser que l'ensemble des processus de fossilisation des macrorestes foliaires joue dans le même sens, puisque l'analyse détaillée de la totalité des macroflores donne les mêmes résultats.

On peut donc conclure que les macrorestes, en représentant préférentiellement les arbres entomogames méso- et hygrophiles, tendent à augmenter le caractère exotique de la flore. Ce fait tient à l'évolution même des flores des moyennes latitudes au cours du Tertiaire : comme l'ont fait les Angiospermes au début de leur extension (D. I. Axelrod, 1952), les anémogames se sont progressivement étendues à partir de milieux peu favorables à la fossilisation de macrorestes, tandis que les entomogames trouvaient des refuges dans les parties basses et les milieux proches des gîtes de macrofossiles. Ainsi, au Tertiaire et en Europe, toute flore macroscopique — foliaire en particulier — tend à paraître plus vieille que l'image pollinique (1).

Ces conclusions, importantes du point de vue paléobiologique, prennent encore plus de sens si l'on considère que, parmi les 25 *taxa* actuellement exotiques connus par les seuls pollens, figurent, outre *Tsuga canadensis*, dont l'aire actuelle est plus septentrionale que la région étudiée, 13 *taxa* qui occupent des milieux assez particuliers sur une aire restreinte et morcelée (*Abies cf. pinsapo*, en Europe; *Abies cf. concolor*, *Chamæcyparis cf. lawsoniana*, *Pinus coulteri*, *Planera aquatica* et *Tsuga caroliniana*, en Amérique; *Cepha-*

(1) Sur le plan méthodologique, ceci démontre une nouvelle fois qu'une corrélation détaillée, basée sur des matériels de nature différente, n'est pas fondée. Ainsi, aucune flore pollinique, non plus qu'une flore foliaire, ne peut être placée, avec sûreté, dans le tableau de l'évolution des flores pliocènes de graines et fruits de E. M. Reid (1920 *b*) établi sur le pourcentage des espèces exotiques.

lotaxus, Eucommia ulmoides, Keteleeria, Platycarya, Pseudolarix et *Sciadopitys*, en Asie; *Pseudotsuga*, sur ces deux continents).

Parallèlement, il faut d'ailleurs noter que les espèces connues par les seuls macrorestes et ayant aussi une aire limitée, sont actuellement des éléments canariens, comme l'est notre *Davallia cf. canariensis*.

L'étude purement qualitative du matériel pollinique modifie donc un peu l'image qu'on avait de la flore antéglaciaire de la région rhodanienne : le pourcentage des espèces indigènes est plus grand et parmi les espèces actuellement exotiques, les espèces ayant une aire très limitée jouaient un rôle plus important qu'on ne l'a cru.

IV. — LA VÉGÉTATION ET LE CLIMAT D'APRÈS LA FLORE POLLINIQUE

De ce qui précède découlent les précisions que peut apporter l'étude pollinique purement qualitative au tableau des paysages végétaux et des climats du Pliocène de la région rhodanienne.

Pour La Bégude, par exemple, localité la plus proche dans le temps et l'espace d'un ensemble de gisements de macrorestes, on est conduit à un tableau qui n'est pas fondamentalement nouveau :

a) La composition de la végétation des parties basses peut être précisée *(Taxodium, Nyssa, Carya aquatica* s'ajoutent aux *Glyptostrobus* et *Myrica)*.

b) Quelques éléments de la végétation riveraine des vallées fluviatiles n'apparaissent pas *(Sassafras, Buettneria)*.

c) Sur les versants montagneux inférieurs et moyens, la végétation paraît beaucoup plus riche d'éléments *(Chamæcyparis, Cephalotaxus, Engelhardtia, Keteleeria,* plusieurs *Pinus, Platycarya, Pseudolarix, Symplocos)* qui, pour la plupart, appartiennent à une végétation de climat tempéré.

d) Enfin, la zone forestière supérieure apparaît comme diversifiée *(Abies cf. pectinata, Tsuga, Picea)*.

Au total, la végétation révélée par le pollen apparaît donc surtout comme beaucoup plus riche et diversifiée dans ses parties les moins thermophiles et les moins hygrophiles.

Pour Mollon et Hauterives, les mêmes remarques se retrouveraient, augmentées encore par le fait que la végétation alticole y est mieux représentée.

Par contre, l'évolution marquée entre Mollon et les deux autres localités, nonobstant les différences dues à la latitude ou à l'altitude, confirme la dégradation du climat dont le caractère général au Pliocène a été mis en lumière par la macropaléontologie.

Il est bien évident que les conditions hygrométriques — « une très grande humidité ... épaisseur d'eau tombée excédant 1 300 mm » — et thermiques — « moyenne thermique annuelle au niveau de la mer pliocène d'environ 20° » — admise par G. Depape (*l. c.*, 229-230), et celles équivalentes supposées par G. de Saporta et A. F. Marion (*l. c.*), ont effectivement existé. On doit cependant ajouter, sur la base de ce qui vient d'être précisé, que ces conditions étaient certainement très locales et correspondaient aux plus basses altitudes dès la période du retrait de la mer pliocène. Pour ce qui est des conditions hygrométriques, on peut même penser que l'avancée de la mer pliocène dans la « ria » rhodanienne fermée et ses prolongements lacustres, créaient des conditions très locales (nébulosité, hygrométrie de l'air, notamment), susceptibles de suppléer pour certaines plantes un éventuel déficit des précipitations.

Les conséquences de tous ordres de cette conception de la végétation et du milieu pliocènes seront naturellement examinées en les confrontant avec les conclusions de l'analyse pollinique statistique et celles de la morphologie comparée verticale de nos fossiles.

***

En résumé, les résultats de cette étude palynofloristique sont les suivants :

1° 139 *taxa* ou formes polliniques ont été circonscrits, sommairement décrits et déterminés avec une précision très variable.

2° L'étude comparée des palynoflores des trois gisements met surtout en valeur l'influence de l'ensemble des milieux de chacune des zones de production pollinique. Elle permet cependant de déceler un écho de l'appauvrissement en éléments exotiques si bien illustré par les macroflores.

3° Les éléments principaux de cette flore sont les mêmes que ceux des flores de même âge connues de l'Europe moyenne occidentale; cependant, un certain particularisme se manifeste grâce, d'une part, à des éléments considérés comme macaronésiens et, d'autre part, à deux formes polliniques très proches de formes qui distinguent le Pliocène grec de celui de l'Europe centrale.

4° Dans cette palynoflore, les éléments essentiels des macroflores régionales de même âge se retrouvent. Cependant, les végétaux herbacés et ceux des milieux secs y sont mieux représentés, tandis que les arbres entomogames des ripisylves sont moins nombreux.

5° Par rapport aux macroflores, cette flore pollinique contient une proportion plus grande de *taxa* actuellement indigènes tandis que, parmi les *taxa* exotiques, les espèces ayant une aire actuelle très limitée jouent un rôle plus important.

6° La végétation ainsi révélée apparaît surtout plus riche et diversifiée dans ses parties les moins thermophiles et les moins hygrophiles. Le climat chaud et humide attribué au Pliocène par les macro-

paléobotanistes semble ainsi avoir été plutôt localisé aux basses altitudes.

7° Les déterminations proposées ont apporté des précisions historiques intéressantes pour quelques *taxa* (âge de la différenciation des lignées circumméditerranéennes pour les Sapins, des différents Cèdres actuels, des Epicea orientaux, de certains Pins, des *Liquidambar,* de certaines Osmondes et certains *Tsuga;* date ultime et limite de l'extension boréale des *Podocarpus;* extension tertiaire des *Eucommia, Platycarya, Pseudolarix;* premier témoignage de *Drosera* et *Lonicera*).

8° Sur le plan stratigraphique, cette palynoflore permet seulement d'affirmer que nos niveaux sont du Pliocène (trop d'éléments tertiaires habituellement éliminés d'Europe par les glaciations quaternaires, absence des éléments miocènes les plus représentatifs). Aucune autre précision n'est possible, si ce n'est que Mollon, avec quelques éléments miocènes, est incontestablement plus ancien que les deux autres localités.

9° Du point de vue méthodologique, cette étude souligne deux points importants :

a) les corrélations stratigraphiques précises sont impossibles sur la base des SEULES données qualitatives (listes d'espèces) fournies par des matériaux fossiles de nature différente (pollen, feuilles, fruits et graines) et même uniquement par les spores et pollens lorsque ces corrélations doivent être faites entre des aires paléophytogéographiquement hétérogènes;

b) l'image pollinique qualitative représente un domaine fini et laisse bien augurer d'une meilleure fidélité de l'image quantitative (spectre).

CHAPITRE IV

ANALYSE POLLINIQUE

Les spectres et diagrammes dont l'analyse constitue le présent chapitre ont été élaborés suivant les principes déjà exposés (p. 530) et qui devraient être répétés ici. Il faut encore préciser que :

— chacun des deux types de *Pinus* et de Taxodiacées est représenté par un histogramme particulier; cette représentation facilite la comparaison de leur fréquence mais diminue l'importance visuelle des fréquences respectives;

— le « nombre de *taxa* » se rapporte au diagramme principal;

— sous le nom d' « Aquatiques » ont été rassemblées les fréquences des Nymphéacées, dont la détermination est certaine, et des *Elatine*;

— quelques précisions littérales ont été ajoutées aux symboles afin de ne pas allonger la liste de ces derniers.

Ajoutons que les fréquences absolues n'ont pas été utilisées puisque les comptages ont eu lieu au cours de la recherche de 50 grains bi-ailés en bon état de conservation (1).

Ainsi qu'il a été dit (p. 509), les pollens rencontrés représentent, en plus de la pluie pollinique normale, des apports directs de divers groupements végétaux édaphiques voisins et des apports lointains pouvant provenir de l'ensemble du bassin alluvial, du lac ou du marécage littoral où se sont déposés nos sédiments.

Dans ces conditions, la distribution et la composition des groupements édaphiques et la zonation de la végétation autour du lieu de dépôt étant inconnues, comme le sont aussi l'importance et l'origine des apports lointains, les variations minimes et fugaces du spectre sont difficiles à interpréter. La nécessité statistique de s'attacher exclusivement à des variations importantes, qui ne soient ni aléatoires ni accidentelles (p. 531), se retrouve donc ici.

(1) J'ai noté, cependant, la fréquence absolue répondant à la définition suivante : « nombre de pollens et de spores rencontrés dans une bande explorée par l'objectif × 10 du microscope M 20 Wild, sous lamelle 22 × 22, la proportion *volume du culot/volume du milieu de montage* étant constante et toutes les préparations réalisées avec une goutte de même volume ». Dans ces conditions, si la fréquence absolue est prise égale à 10 pour le niveau de base de Mollon-rivière, les chiffres observés ont été de 4 à 50 pour l'ensemble de Mollon, de 2 à 14 pour La Bégude et de 4 à 20 pour Hauterives. Ces chiffres sont peu significatifs, car il s'agit d'une « fréquence absolue du résidu », assez artificielle; seule serait significative, du point de vue de l'histoire de la végétation, la « fréquence absolue ponctuelle par unité de temps » qui est très loin d'être accessible.

Par ailleurs, en l'absence de tout *a priori* sur la structure de la végétation (p. 510 et 530), il est évident que le relevé des concomitances entre les variations de fréquence (positives ou négatives) de chacun des constituants des spectres, d'une part, et entre ces variations et celles du spectre en général, d'autre part, devient l'opération essentielle de l'analyse des diagrammes : ceci constitue une forte justification de la méthode des histogrammes dissociés, utilisée dans ce travail et assez rudimentaire *a priori*.

L'analyse des spectres et diagrammes suivra ainsi, pour chaque localité, le plan suivant :

1° Synthèse de l'ensemble des données quantitatives et corrélations.

2° Mise en évidence, dans le diagramme principal et le diagramme annexe, des variations significatives et recherche des concomitances. Essai d'explication des variations de milieu et de végétation correspondant aux variations significatives observées.

3° Conclusions concernant :

— l'histoire du milieu et de la végétation pliocènes;

— l'histoire des végétaux pliocènes.

La synthèse des résultats acquis dans les trois localités suivra le plan de l'exposé de ces conclusions.

Accessoirement, seront examinées les données concernant l'âge absolu et l'âge relatif des gisements.

I. — MOLLON

(Planches II, III, IV et V.)

1° Synthèse et corrélations des données quantitatives.

Les faits les plus frappants résident dans la richesse des spectres et l'équilibre relatif réalisé entre un nombre élevé de types polliniques.

Ces particularités s'expliquent en partie par la nature lacustre des sédiments et la variété des apports polliniques provenant d'une région dont nous avons vu la diversité.

Cependant, le pourcentage des types à dissémination facile et à forte production (Bi-ailés, Taxodiacées, Triporés) n'est jamais dominant comme cela s'observe fréquemment dans la majorité des spectres et diagrammes du Néogène européen. D'autre part, chacun de ces types polliniques correspond le plus souvent à plusieurs végétaux dont les proches actuels participent à des groupements végétaux variés. Enfin, l'ensemble des herbacées, dont les variations sont insignifiantes, celles des Ptéridophytes des sous-bois exceptées, se rapporte à la végétation édaphique entourant le lieu de dépôt du sédiment.

Tout ceci suggère que les différents aspects de la végétation (sur les marécages littoraux, sur les surfaces planes avoisinantes, sur les côteaux très différemment exposés, en moyenne et haute altitudes) étaient constitués par des groupements végétaux arborescents fermés.

Accessoirement, on peut noter que le très faible rôle des plantes aquatiques correspond à l'existence des courants décelés déjà par le stratigraphe (p. 544).

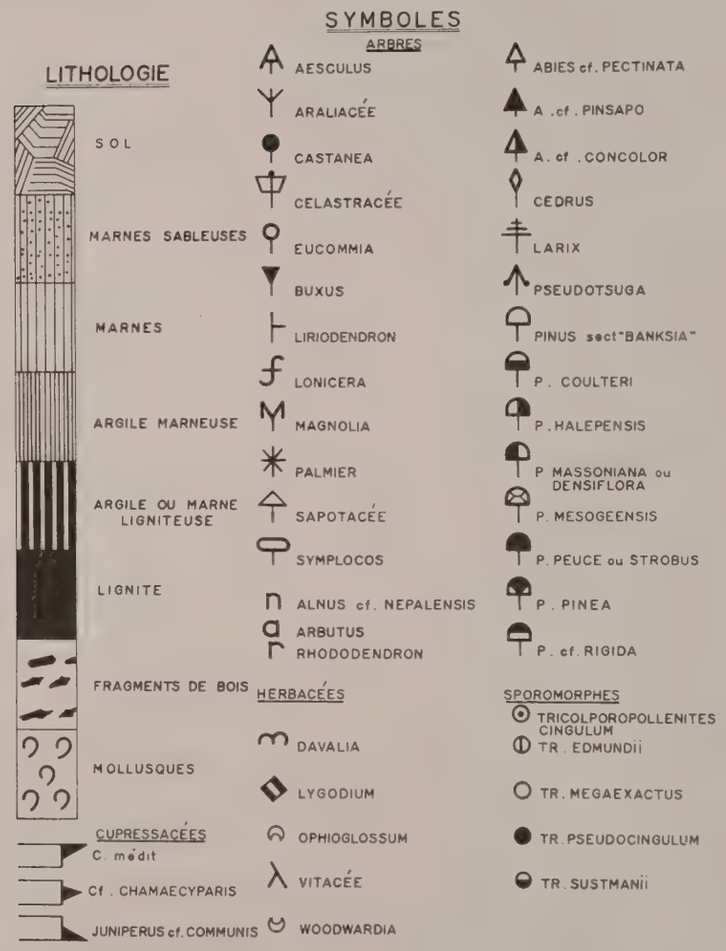
En ce qui concerne les différences entre les deux séquences, il faut surtout noter que quelques types arborescents ne dépassent jamais 3 % à Mollon-ravin où ils sont plus fréquemment absents qu'à Mollon-rivière (*Tsuga, Alnus, Betula, Corylus,* Oléacées et *Tilia*) : il est difficile d'expliquer cette rareté, mais on peut remarquer que, parmi les éléments rares, trois — *Alnus, Betula* et la majorité des *Fraxinus* parmi les Oléacées — correspondent à des végétaux de ripisylve.

Pour situer les spectres et diagrammes de Mollon par rapport à leurs homologues grossièrement contemporains (H. Wolff, 1934; G. Szafer, 1954; H. Grebe, 1955; J. Doktorowicz-Hrebnicka, 1956; W. Weyland *et al.,* 1960; W. Zagwijn, 1960; U. Frantz, 1961; Katz N. J. et S. V., 1962), il faut évidemment tenir compte de la situation et de la nature de l'aire de production pollinique qu'ils représentent. Par le détail des déterminations et la précision stratigraphique, autant que par la relative proximité des gisements, le travail de W. Zagwijn constitue pratiquement la seule référence utilisable.

Si l'on se réfère au diagramme de Susteren (W. Zagwijn, *l. c.,* Pl. XI), le plus complet pour le Pliocène, nos diagrammes évoquent fortement la partie de base (« Sustérien ») ou le sommet (base du « Reuvérien » surtout) par la fréquence peu élevée des Taxodiacées. Cependant, le pourcentage des Pins est trop faible pour du Reuvérien, alors que la fréquence des pollens de *Quercus* et *Liquidambar* et celle des *Tsuga* à Mollon-rivière sont beaucoup trop fortes. D'autre part, la proportion des *Pinus* t. *haploxylon,* beaucoup plus forte dans le Sustérien que dans le Reuvérien, est encore plus élevée dans nos spectres. Tout cela, joint à la présence de *Tricolporopollenites megaexactus, Tr. pseudocingulum* et *Lygodium* (?), formes essentiellement miocènes, fait nettement pencher vers le Sustérien, c'est-à-dire vers un Pliocène inférieur.

On peut naturellement penser que les niveaux de Mollon correspondent, en fait, à des niveaux intermédiaires, donc au « Brunssumien » de W. Zagwijn, dont l'image serait ici déformée par des apports locaux particuliers. Effectivement, la fréquence élevée des *Abies* et *Picea* est liée à la proximité de hautes montagnes et celle des *Quercus* et des Cupressacées à la présence de *taxa* plus méridionaux. Cependant, même si on fait abstraction de ces particularités, on obtient un spectre qui diffère encore de ceux du Brunssumien hollandais par un plus fort pourcentage des Taxodiacées (sans compter la moindre abondance de *Sphagnum, Betula* et *Alnus,* imputable à la latitude). Cette attribution au Brunssumien se heurterait aussi à la trop forte proportion des *P.* t. *haploxylon,* mais on peut l'expliquer en

LEGENDE DES DIAGRAMMES POLLINIQUES



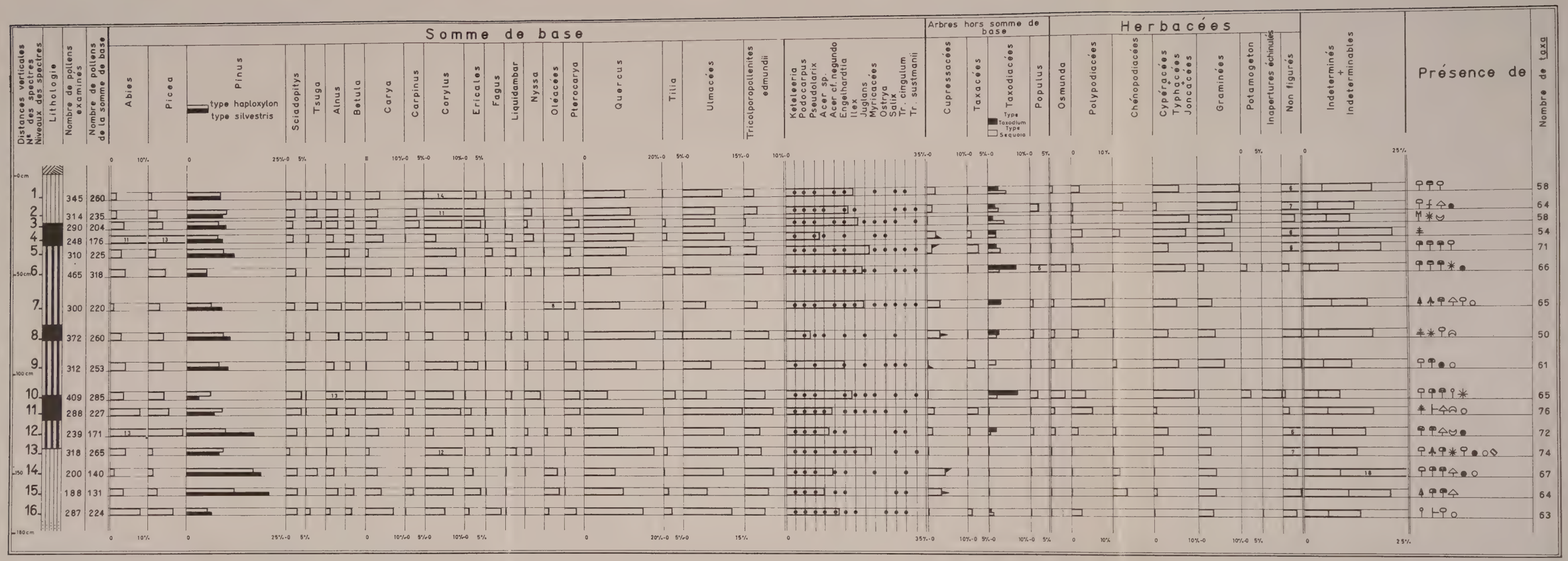
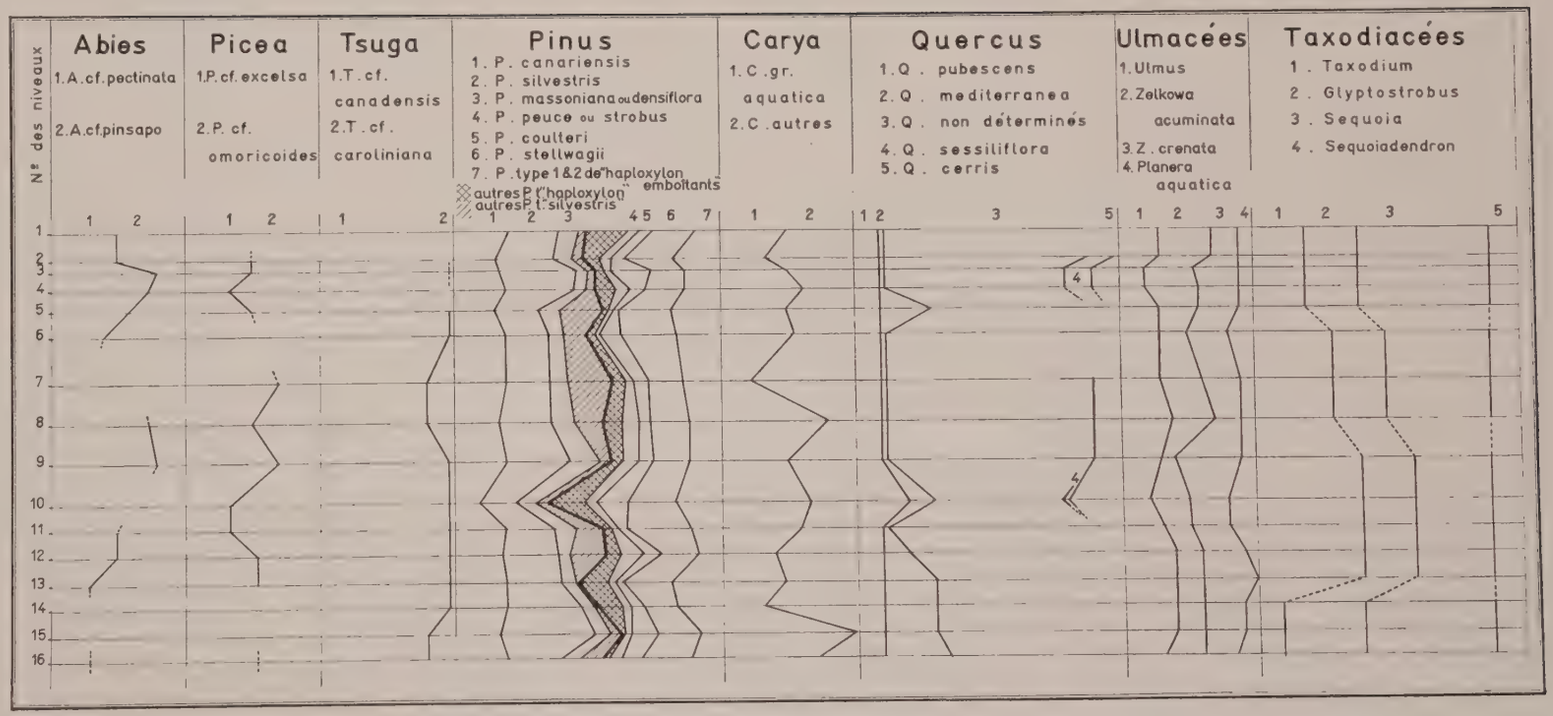

Somme de base
Arbres hors somme de base
Herbacées
Distances verticales
N° des spectres
Niveaux des spectres
Lithologie
Nombre de pollens examinés
Nombre de pollens de la somme de base
Abies
Picea
Pinus
type haploxylon
type silvestris
Sciadopitys
Tsuga
Alnus
Betula
Carya
Carpinus
Corylus
Ericales
Fagus
Liquidambar
Nyssa
Oléacées
Pterocarya
Quercus
Tilia
Ulmacées
Tricolporopollenites edmundii
Keteleeria
Podocarpus
Pseudolarix
Acer sp.
Acer cf. negundo
Engelhardtia
Ilex
Juglans
Myricacées
Ostrya
Salix
Tr. cingulum
Tr. sustmanii
Cupressacées
Taxacées
Taxodiacées
Type Taxodium
Type Sequoia
Populus
Osmunda
Polypodiacées
Chénopodiacées
Cypéracées
Typhacées
Joncacées
Graminées
Potamogeton
Inapertures échinulées
Non figurés
Indéterminés + Indéterminables
Présence de
Nombre de taxa
0cm
50cm
100cm
150
180cm
1 345 260 58
2 314 235 64
3 290 204 58
4 248 176 54
5 310 225 71
6 465 318 66
7 300 220 65
8 372 260 50
9 312 253 61
10 409 285 65
11 288 227 76
12 239 171 72
13 318 265 74
14 200 140 67
15 188 131 64
16 287 224 63

PLANCHE III : MOLLON-RIVIÈRE



invoquant une variation Nord-Sud de cette proportion, ainsi que le justifierait l'observation de H. Weyland *et al.* (1960) qui ont noté, dans le Pliocène de Grèce, des fréquences de ce type de Pin 3 ou 4 fois supérieures à celles qui sont classiques, au même moment, en Europe centrale.

Il est évident que les arguments purement quantitatifs ne sont pas décisifs. En définitive, la simple présence des éléments archaïques pèse plus que tout le diagramme.

En adoptant la première interprétation, on réserve d'ailleurs sa part à la différence de latitude et de physiographie des aires respectives de production pollinique, puisque la somme des bi-ailés est à peu près la même à Mollon et à Susteren : à Mollon, du fait de la proximité des montagnes élevées, *Abies* et *Picea* jouent une partie du rôle que tiennent les Pins dans la végétation des plaines rhénanes. Quant aux différences des *Quercus* et Cupressacées, entre Mollon et la Hollande, elles ne peuvent expliquer la montée des Taxodiacées entre Sustérien et Brunssumien. Enfin, en toute hypothèse, le pourcentage plus élevé des *P.* t. *haploxylon* apparaît comme un caractère régional particulier.

La comparaison avec les autres diagrammes du Pliocène européen est encore plus malaisée, car les travaux allemands sont essentiellement morphographiques, tandis que les gisements polonais ou russes sont trop éloignés.

2° *Variations significatives et concomitances.*

Mollon-rivière (Pl. II et III).

1° Les *Abies* et *Picea* ont des variations de fréquences souvent parallèles. Ils sont importants dans le niveau 16, se raréfient, puis reprennent de l'importance dans les niveaux 12 et 11 et, après une nouvelle éclipse, atteignent un nouveau maximum dans le niveau 4 continué encore dans le niveau 3.

Il faut remarquer que, si le niveau 16 correspond à un maximum de *Quercus, Ulmus, Carya* et *Fagus,* les niveaux 12 et 11 sont très dissemblables en ce qui concerne les fréquences de *Carya, Corylus, Fagus, Nyssa* et *Quercus,* le niveau 12 étant très différent de 11 comme de 16, eux-mêmes différents quant aux *Tilia* et même *Fagus*; enfin le niveau 4 ressemble grossièrement au niveau 12, bien que le maximum d'*Abies* qui le caractérise se prolonge en 3, lequel fait partie de l'ensemble des niveaux supérieurs marqués par une forte participation de *Tsuga, Carpinus, Corylus* et Ericacées.

2° Les *Pinus* manifestent un maximum dans les niveaux 15 et 14 qui, par ailleurs, sont marqués accessoirement par une recrudescence des Ericacées, une dépression des *Fagus, Liquidambar* et *Nyssa.* Le diagramme annexe (Pl. III) montre que le maximum des *Pinus* est

surtout dû à *P. silvestris*, tandis qu'il correspond à un minimum des *Taxodium* et un maximum des *Carya cf. aquatica*.

3° Un maximum marqué des Aulnes s'observe en 10, en 6, et, à un moindre degré, en 5; ce sont des mouvements fugaces.

Les deux premiers de ces niveaux sont caractérisés aussi par un maximum des Taxodiacées et des *Populus*, et des Osmondes parmi les herbacées. Dans le niveau 6, les *Quercus* sont significativement peu nombreux.

4° Au niveau 8, on note un maximum significatif des *Quercus* et des Ulmacées concomitant d'un minimum des *Corylus*, et, dans le diagramme annexe, d'un maximum des *Carya cf. aquatica*.

5° Au niveau 7, on remarque un maximum des *Carpinus* et des Polypodiacées.

6° On note, sur le diagramme annexe (Pl. III) :

a) Au sein des *Abies*, la proportion des *A. cf. pinsapo* marque une dépression significative dans les niveaux 12-11 (maximum *Abies-Picea*), atteint un maximum dans le niveau 6 (max. *Alnus-Populus*-Taxodiacées), puis redescend au plus bas dans les niveaux 4 et 3 (max. *Abies-Picea*).

b) Les deux maximums des *Tsuga caroliniana* correspondent à des spectres apparemment différents : 16 (max. *Abies-Picea*) et 15 (max. *Pinus*), 8 (max. *Quercus*-Ulmacées) et 7 (max. *Carpinus*-Polypodiacées).

c) Le Pin sylvestre montre, de même, un maximum en 4-3 (max. *Abies-Picea*).

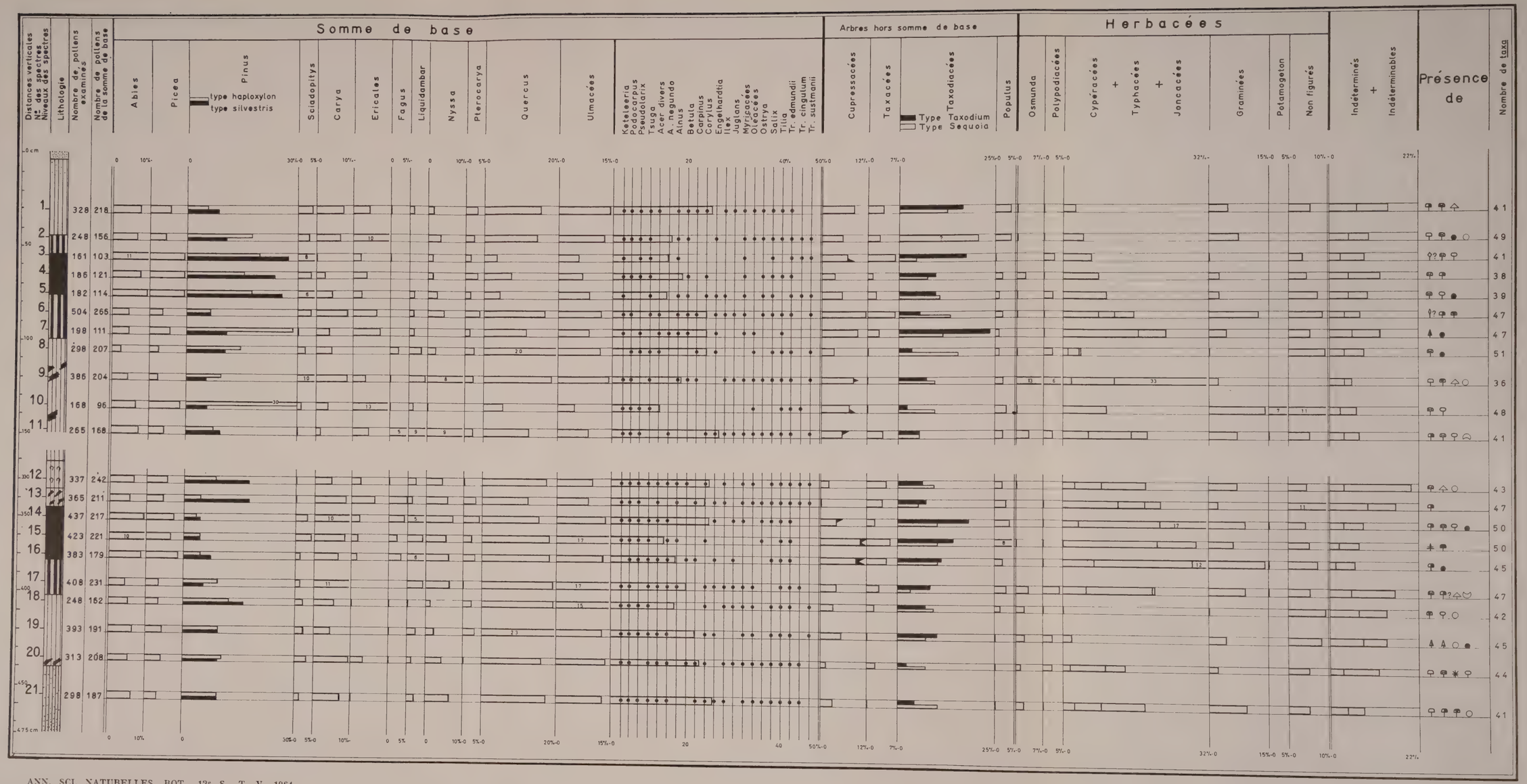
d) Au sein des *Quercus*, on note une diminution régulière du *Q. mediterranea* à partir des niveaux bas (avec réapparition dans le niveau 5).

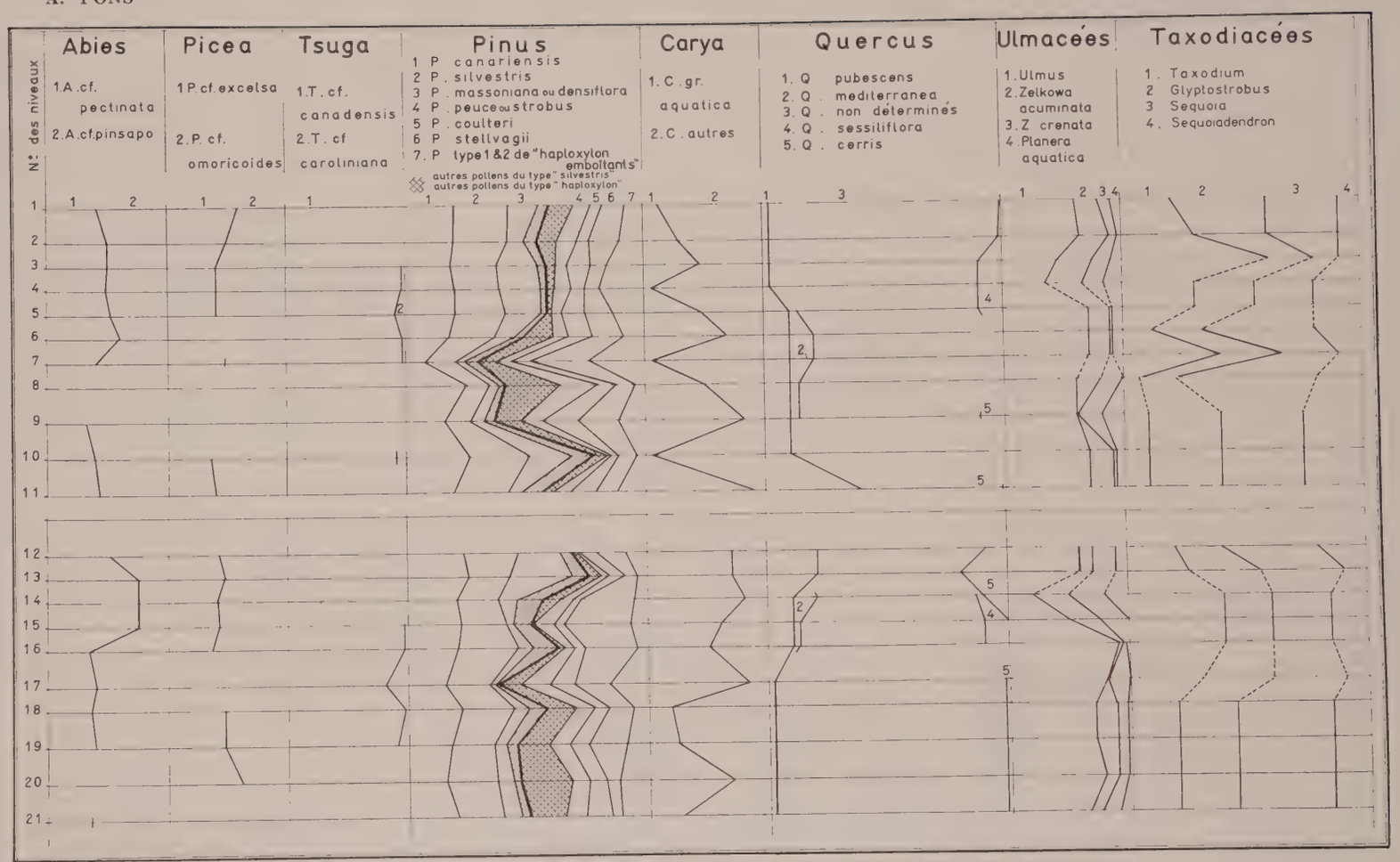
e) Au sein des Taxodiacées, on remarque seulement un ample maximum des *Taxodium* dans le milieu de la série, auquel correspond un mouvement compensateur de *Sequoia*.

f) Les Ulmacées montrent un grand nombre de petits mouvements : seule l'augmentation du pourcentage des *Ulmus* vers le haut est à retenir.

Mollon-ravin (Pl. IV et V).

1° *Abies* et *Picea* présentent deux variations significatives dans les niveaux 16-15 et 14 d'une part, et 5-4-3 d'autre part. Le premier mouvement correspond à un minimum, peu marqué il est vrai, de *Pinus*, alors que dans le second, au contraire, on observe un maximum pour les pollens de ce genre. Ce dernier correspond aussi à une augmentation des Taxodiacées — qui se prolonge jusqu'au toit — et, vers le haut, de *Sciadopitys*, en même temps qu'à une raréfaction des *Quercus*. Le premier, au contraire, est marqué, au début (en 14), par un maximum des *Carya* et des *Nyssa* et, vers la fin, par un maximum des Cupressacées.


Somme de base
Arbres hors somme de base
Herbacées
Distances verticales
Nature des spectres
Niveaux des spectres
Lithologie
Nombre de pollens examinés
Nombre de pollens de la somme de base
Abies
Picea
Pinus
type haploxylon
type silvestris
Sciadopitys
Carya
Ericales
Fagus
Liquidambar
Nyssa
Pterocarya
Quercus
Ulmacées
Keteleeria
Podocarpus
Pseudolarix
Tsuga
Acer divers
A. negundo
Alnus
Betula
Carpinus
Corylus
Engelhardtia
Ilex
Juglans
Myricacées
Oleacées
Ostrya
Salix
Tilia
Tr. edmundii
Tr. cingulum
Tr. sustmanii
Cupressacées
Taxacées
Taxodiacées
Type Taxodium
Type Sequoia
Populus
Osmunda
Polypodiacées
Cypéracées + Typhacées + Joncacées
Graminées
Potamogeton
Non figurés
Indéterminés + Indéterminables
Présence de
Nombre de taxa
0 cm
50
100
150
200
250
300
350
400
450
475 cm
1 328 218 41
2 248 156 49
3 161 103 41
4 186 121 38
5 182 114 39
6 504 265 47
7 198 111 47
8 298 207 51
9 386 204 36
10 168 96 48
11 265 168 41
12 337 242 43
13 365 211 47
14 437 217 50
15 423 221 50
16 383 179 45
17 408 231 47
18 248 162 42
19 393 191 45
20 313 208 44
21 298 187 41


N.° des niveaux
Abies
1.A.cf. pectinata
2.A.cf.pinsapo
Picea
1.P.cf.excelsa
2.P. cf. omoricoides
Tsuga
1.T. cf. canadensis
2.T. cf caroliniana
Pinus
1 P canariensis
2 P. silvestris
3 P. massoniana ou densiflora
4 P. peuce ou strobus
5 P. coulteri
6 P stellvagii
7. P type 1 &2 de "haploxylon emboîtants"
autres pollens du type "silvestris"
autres pollens du type "haploxylon"
Carya
1. C. gr. aquatica
2. C. autres
Quercus
1. Q pubescens
2. Q. mediterranea
3. Q. non déterminés
4. Q. sessiliflora
5. Q. cerris
Ulmacées
1. Ulmus
2. Zelkowa acuminata
3. Z crenata
4. Planera aquatica
Taxodiacées
1. Taxodium
2 Glyptostrobus
3 Sequoia
4. Sequoiadendron

2° Les fréquences des pollens de *Pinus* donnent une courbe assez ondulante : des maximums s'observent en 18, 13-12, 10,7 et 5-4-3.

Le maximum des niveaux 13-12 correspond au maximum des *Tricolporopollenites edmundii*; celui du niveau 10 est marqué par un pic des Ericales et un minimum des *Quercus* et des Ulmacées; celui du niveau 7, par le maximum le plus important des Taxodiacées; enfin, celui des niveaux 5-4-3, prolongé encore en 2, est concomitant de la poussée des *Abies* et des *Picea* et d'une dépression des *Quercus* et des Ulmacées.

3° Malgré de nombreuses variations, les Taxodiacées montrent une tendance relativement constante à augmenter tout au long de la série.

4° Le diagramme annexe appelle les remarques suivantes (*cf.* Pl. V) :

a) La seule variation notable au sein des *Abies* est une dépression d'*A. cf. pinsapo* pratiquement concomitante du maximum *Abies-Picea* (niveaux 15-14-13).

b) Tsuga caroliniana présente un seul maximum dans le niveau 17.

c) Parmi les *Pinus*, seul *P. massoniana* (ou *P. densiflora*) présente des variations significatives, mais les maximums observés (niveaux 13-12 et 5-4-3) correspondent à celui de l'ensemble des *Pinus*.

d) Les *Carya cf. aquatica* ont une tendance générale à diminuer dans la série de Mollon-ravin et leurs hautes fréquences correspondent toujours aux niveaux où les *Carya*, en général, sont plus abondants.

e) Au sein des Ulmacées, le genre *Ulmus* est toujours le plus important, tandis que *Planera* est toujours peu représenté (à l'inverse de Mollon-rivière). Les pourcentages des deux *Zelkowa* varient beaucoup et se compensent souvent, mais aucune corrélation entre ces mouvements et les variations du reste du spectre n'est visible.

f) Au sein des Taxodiacées, un mouvement de compensation mutuelle affecte *Taxodium* et *Sequoia*, cependant *Sequoiadendron* est légèrement plus important dans les niveaux moyens (11-10-9).

Au total, les diagrammes de Mollon-ravin et Mollon-rivière ne traduisent aucune évolution ni oscillation importante de l'ensemble de la végétation.

Comment s'expliquent alors les mouvements de faible amplitude observés ?

Les variations de fréquence qui affectent *Picea-Abies, Pinus, Alnus-Populus, Quercus*-Ulmacées, évoquent d'abord des oscillations climatiques touchant la température ou l'humidité.

Cependant, contre cette interprétation, l'analyse ci-dessus a montré abondamment que les variations de fréquences les plus importantes n'ont qu'un retentissement faible ou inconstant sur le reste du spectre.

En particulier, on ne peut pas penser, comme le font nombre de palynologues, que l'augmentation de la fréquence des pollens de Pin reflète un réchauffement du climat. S'il y avait réchauffement généralisé sur l'aire de production, il y aurait, en même temps qu'une

augmentation de la fréquence des divers Pins correspondant aux différents étages de végétation, et sans compter un bouleversement du reste du spectre, une montée de la proportion relative du ou des Pins représentant l'étage de végétation bénéficiaire principal du réchauffement. Il y aurait concomitance entre la variation du pourcentage de l'ensemble des Pins et la variation de proportion relative des différentes espèces, concomitance qui ne s'observe pas à Mollon. D'après ce que l'on sait de l'écologie actuelle des Pins, il faudrait plutôt penser que l'augmentation de la fréquence de leurs pollens correspond à un assèchement du climat. Dans ce cas, et à condition que cet assèchement ne soit ni très long ni très prononcé, un réaménagement interne de chaque étage de végétation peut avoir lieu et favoriser presque également les Pins qui caractérisent chacun d'eux, sans bousculer l'ordre de fréquence des autres végétaux arborescents. Il n'y aurait alors aucune variation dans les proportions des différents Pins d'une zone de production, même si la végétation de celle-ci est fortement structurée suivant une quelconque gradation (altitude ou latitude).

On peut donc conclure que, sauf les maximums de Pins susceptibles de correspondre à des périodes de léger assèchement relatif, les « poussées » isolées de fréquence correspondent chacune à un régime particulier des apports polliniques :

— maximum d'apports anémochoriques lointains, pour les poussées d'*Abies-Picea;*

— maximum d'apports immédiats, pour celles d'*Alnus-Populus* et de *Nyssa-Carya*;

— maximum d'apports de gros producteurs de la végétation de fond (pour *Quercus* et Ulmacées, *Carpinus* et Polypodiacées).

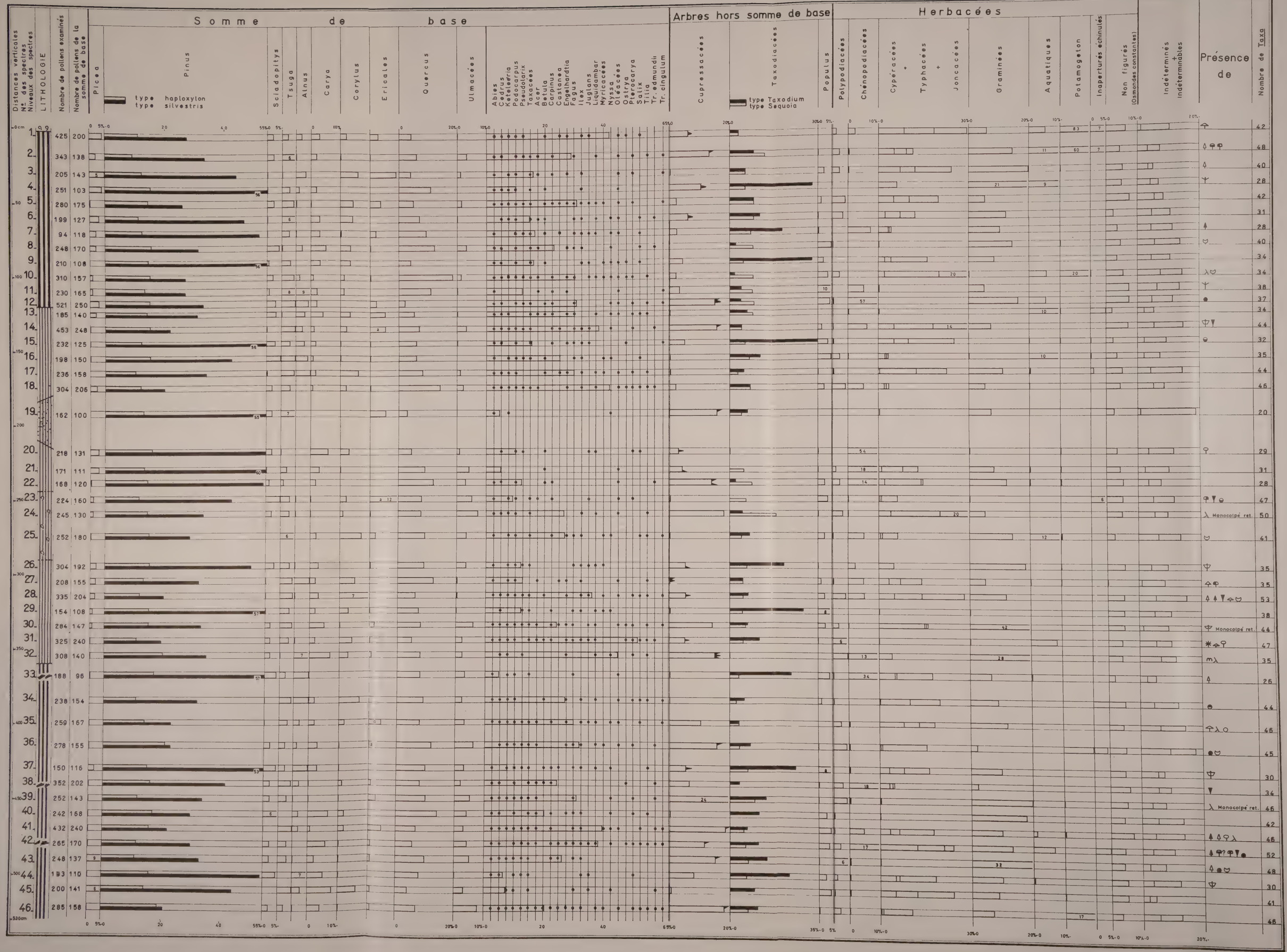
Les niveaux à spectre moyen correspondent alors à un équilibre des apports.

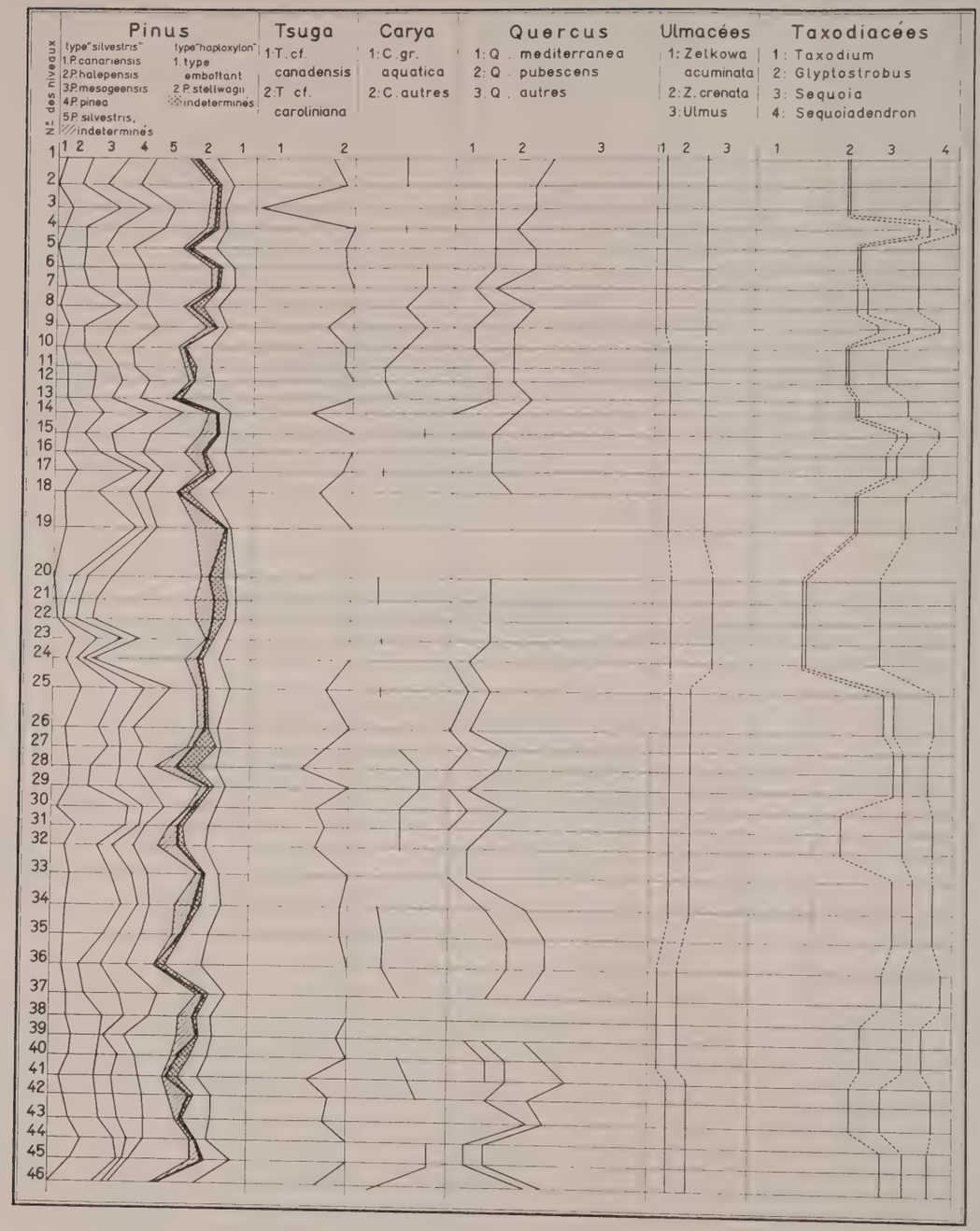
Ces différences dans les apports sont certainement liées à des phénomènes sédimentologiques (variations des apports de pollens par les cours d'eau, courant au sein du lac) ou paléogéographiques (configuration des rivages voisins du lac). On peut penser aussi qu'il s'agit de changements plus ou moins oscillatoires dans la nature de la végétation riveraine, liés à des variations dans les conditions édaphiques des bords du lac (niveau de la nappe, atterrissement, etc.). Quoi qu'il en soit, l'analyse pollinique ne semble pas pouvoir résoudre le problème qui, fondamentalement, est plutôt de nature géologique et paléogéographique.

3° Conclusions.

Par rapport aux indications de la flore et de l'ensemble des spectres, les diagrammes polliniques de Mollon ne sont guère susceptibles de préciser le milieu et la végétation pliocènes, ni leur histoire.

L'augmentation de la proportion du genre *Ulmus* au sein des Ulma-


Distances verticales
N° des spectres
Niveaux des spectres
LITHOLOGIE
Nombre de pollens examinés
Nombre de pollens de la somme de base
Somme de base
Picea
Pinus
type haploxylon
type silvestris
Sciadopitys
Tsuga
Alnus
Carya
Corylus
Ericales
Quercus
Ulmacées
Abies
Cedrus
Keteleeria
Podocarpus
Pseudolarix
Taxacées
Acer
Betula
Carpinus
Castanea
Engelhardtia
Fagus
Ilex
Juglans
Liquidambar
Myricacées
Nyssa
Oléacées
Ostrya
Pterocarya
Salix
Tilia
Tr. edmundii
Tr. cingulum
Arbres hors somme de base
Cupressacées
Taxodiacées
type Taxodium
type Sequoia
Populus
Herbacées
Polypodiacées
Chénopodiacées
Cypéracées + Typhacées + Joncacées
Graminées
Aquatiques
Potamogeton
Inaperturés échinulés
Non figurés (Osmondes constantes)
Indéterminés + indéterminables
Présence de
Nombre de Taxa
Monocolpé ret.


Pinus
type "silvestris"
1. P. canariensis
2. P. halepensis
3. P. mesogeensis
4. P. pinea
5. P. silvestris, indéterminés
type "haploxylon"
1. type emboîtant
2. P. stellwagii, indéterminés
Tsuga
1: T. cf. canadensis
2: T. cf. caroliniana
Carya
1: C. gr. aquatica
2: C. autres
Quercus
1: Q. mediterranea
2: Q. pubescens
3: Q. autres
Ulmacées
1: Zelkowa acuminata
2: Z. crenata
3: Ulmus
Taxodiacées
1: Taxodium
2: Glyptostrobus
3: Sequoia
4: Sequoiadendron
N° des niveaux

cées, au détriment de *Planera*, et la diminution des *Carya cf. aquatica* méritent d'être retenues : dans les deux cas, il s'agit de l'élimination d'éléments thermophiles hors de toute détérioration sensible du climat.

De plus, les diagrammes annexes (Pl. III et V) permettent de faire les remarques suivantes :

1° *A. cf. pinsapo* n'est dominant que lorsque les apports de la végétation alticole sont réduits : le Sapin méditerranéen du Pliocène de Mollon était certainement une espèce de moyenne ou basse altitude.

2° Les maximums de *Tsuga caroliniana* dans Mollon-rivière correspondent à des spectres très divers alors que son seul maximum à Mollon-ravin correspond à un spectre où tous les apports anémophiles sont réduits : ceci semble impliquer une spécialisation écologique de l'habitat du végétal correspondant.

3° Les pollens de *Q. mediterranea*, bien que correspondant à l'un des plus thermophiles parmi les *taxa* qui ont des descendants actuels indigènes, montrent une réduction sensible de la base au sommet du diagramme (*cf.* p. 638).

4° Parmi les *Pinus* du type *haploxylon*, le maximum de pollens indéterminés (espèces éteintes, déjà très peu représentées au Pliocène et très éloignées des espèces actuelles) est toujours concomitant de fréquences minimales des Pins : dès le début du Pliocène, leur archaïsme se reflétait par une place très particulière dans la structure de la végétation.

5° Des maximums de *P. silvestris* sont contemporains, les uns du maximum de pollens d'alticoles, les autres d'un maximum des Ericacées; ce fait peut s'expliquer par la superposition du Pin de montagne au Pin sylvestre et par l'existence, chez ce dernier, de biotypes correspondant à des altitudes différentes.

6° Inversement, le *P. massionana* (ou *P. densiflora*) semble étroitement inféodé aux altitudes moyennes.

II. — LA BÉGUDE

(Planches VI et VII.)

1° Synthèse et corrélations des données quantitatives.

L'examen du diagramme (Pl. VI) montre d'abord des spectres sensiblement moins riches qu'à Mollon et, pour la plupart, dominés par un ou deux types de Gymnospermes (*Pinus*, Taxodiacées, Cupressacées), tandis que peu de types arborescents sont représentés avec une fréquence moyenne (23 sont seulement « présents » contre 10 à Mollon-rivière et 16 à Mollon-ravin).

Certaines herbacées atteignent des fréquences importantes, mais il

s'agit surtout de plantes des groupements qui entouraient la vasière littorale où se sont déposés les sédiments, et leur pourcentage plus élevé n'est dû qu'à l'exiguïté de celle-ci.

La présence des pollens appartenant aux plantes flottantes (*Potamogeton,* Nymphéacées, Inaperturés échinulés ?) montre qu'il s'agit d'un dépôt d'eau tranquille.

Cependant, la dominance des types nettement anémogames, l'importance du pollen de Graminées, qui toutes n'étaient certainement pas cantonnées aux abords du dépôt, font penser à une végétation arborescente moins fermée que celle de Mollon.

Par ailleurs, l'ensemble des données quantitatives n'ajoute aucune précision, sur la végétation et le milieu, aux données qualitatives dont les particularités sont seulement confirmées par le rôle très effacé des pollens d'alticoles.

Les diagrammes de La Bégude se distinguent de ceux de Mollon par:

— d'une part, la fréquence beaucoup plus faible des « espèces » morphographiques;

— d'autre part, la fréquence plus élevée des Cupressacées (parmi lesquelles les « Cupressacées méditerranéennes » sont beaucoup plus souvent repérables), la plus grande proportion de *Pinus halepensis* et *P. pinea,* de même que celle de *Quercus mediterranea* concomitante d'une fréquence plus réduite d'*Alnus* et de la simple présence d'un grand nombre de végétaux mésophiles (Taxacées, *Acer, Betula, Carpinus, Liquidambar, Nyssa, Tilia*).

La première particularité s'explique facilement si l'on admet, en accord avec les données géologiques, que Mollon est plus vieux que La Bégude.

Les autres forment un tout cohérent qu'on ne peut expliquer qu'en admettant qu'une végétation de « xérophytes » (pour le milieu pliocène s'entend) occupait dans la région de production une place importante. On pourrait penser aussi que toutes les nouveautés observées par rapport à Mollon ne sont que la conséquence mathématique de la rareté des pollens alticoles ou qu'elles résultent de la plus grande fréquence des apports d'anémogames. Mais la rareté des pollens d'alticoles ne devrait pas toucher la fréquence des *Alnus* et *Carpinus,* et, par ailleurs, les xérophytes ont une trop grande part dans le pourcentage des pollens anémochoriques (les Pins, en particulier).

Les données quantitatives d'ensemble apportent donc une importante précision par rapport aux indications de la flore.

Plus encore que pour Mollon, il est difficile d'établir une corrélation précise entre La Bégude et le Pliocène néerlandais. Les forts pourcentages de Taxodiacées et de Cupressacées rappellent d'abord le Brunssumien, mais les premières sont beaucoup plus variables qu'il n'apparaît dans les diagrammes de W. Zagwijn *(l. c.),* tandis que les secondes sont plus importantes.

D'autre part, le pourcentage très élevé des Pins et la faible représentation des éléments mésophiles « tertiaires » *(Sciadopitys, Liqui-*

dambar, Nyssa) ou même de certaines espèces morphographiques *(Tr. edmundii, Tr. cingulum)* peuvent évoquer le Reuvérien, c'est-à-dire le Pliocène tout à fait supérieur. Les fréquences élevées des *Pinus* t. *haploxylon* et des *Quercus,* qui doivent être tenus pour des éléments régionaux de caractère méridional, ne sauraient éliminer cette dernière hypothèse. Certes, la fréquence des Taxodiacées est supérieure à ce qu'elle est dans le spectre des argiles de Coulgens, en Charente (G. Depape, F. Florschütz et Y. Guillien, 1954), attribuées au Reuvérien, mais le reste du spectre est très semblable, et on peut fort bien admettre que les Taxodiacées se sont maintenues plus facilement sur les pourtours plus ou moins accidentés de la ria rhodanienne ouverte aux influences climatiques d'une mer chaude que sur le littoral plat de l'Atlantique (1). Il en serait de même pour les « éléments tertiaires ».

En définitive, il paraît difficile de préciser, si La Bégude doit être rapportée au Brunssumien malgré un caractère légèrement plus xérophytique de la végétation (Pins et Cupressacées plus importants), ou s'il s'agit d'un Reuvérien dans lequel il y aurait une meilleure conservation des « éléments tertiaires » (*Engelhardtia, Pterocarya,* Taxodiacées, *Sciadopitys,* etc.) que dans la vallée du Rhin et même que sur le littoral de l'Atlantique.

2° *Variations significatives et concomitances.*

Les variations significatives, quant à l'amplitude, sont extrêmement nombreuses dans le diagramme de La Bégude, mais le plus souvent elles n'intéressent qu'un niveau; on pourrait n'y voir que des variations plus ou moins aléatoires ou accidentelles et les négliger.

Une séquence se manifeste pourtant dans les niveaux 22-21-20 et même 19 (Pl. VI) (2) :

a) la fréquence des Pins est élevée (68 à 78 %) avec une proportion faible des *Pinus* t. *haploxylon;* celle du *Pinus silvestris* (Pl. VII) est nettement et régulièrement forte au détriment des *P. halepensis, P. mesogeensis* et *P. canariensis;*

b) Alnus, Fagus, Ilex, Juglans, Liquidambar et *Podocarpus* y sont pratiquement absents de même que *Quercus mediterranea;*

c) Les Taxodiacées ont une faible fréquence, *Sequoiadendron* et *Glyptostrobus* y dominent;

d) au sein des Ulmacées, *Zelkowa crenata* atteint les plus fortes proportions du diagramme;

e) enfin, le nombre de *taxa* est faible (moins de 30).

(1) Le caractère local de cette persistance — dont la précarité est soulignée par les faibles pourcentages observés dans quatre niveaux successifs (22-19) — explique que les Taxodiacées aient pu disparaître dans le court laps de temps qui séparerait le « Reuvérien rhodanien » du Tiglien de Joursac (J. Durand et R. Rey, 1963).

(2) *Corylus* n'étant pas pris en compte (p. 608).

Les spectres des autres niveaux peuvent être groupés en trois types:

1° *Un premier type,* assez homogène, de spectres, se rencontre dans les niveaux 44, 37, 33, 29, 26, 16, 15, 9, 7 et 4.

Voisins de ceux des niveaux 22-19, ces spectres présentent l'ensemble de caractères suivants :

a) la fréquence des Pins va de 55 à 72 % avec une proportion faible de *P. t. haploxylon* (1/5), moyenne de *P. silvestris,* et relativement forte de *P. pinea;*

b) parmi les *Carya,* ceux du groupe *aquatica* atteignent de fortes proportions (supérieures à celles observées à Mollon);

c) les Taxodiacées, parmi lesquelles dominent les pollens de *Taxodium,* ont une fréquence moyenne entre 15 et 40 %;

d) enfin, le nombre de *taxa,* 30 environ, est faible (1).

2° *Un second type* se retrouve dans les niveaux 41, 35, 28, 14, 11 et 1.

Il est caractérisé par une fréquence relativement basse des Pins (30-45 %) qui sont bien conservés, et parmi lesquels on remarque une proportion importante des *P.* t. *haploxylon* (voisine de 3/8), une faible représentation du *P. silvestris* et une proportion élevée de *P. pinea* et *P. mesogeensis;* une proportion élevée des *Carya cf. aquatica* et de *Tsuga caroliniana;* une faible fréquence des Taxodiacées (5-12 %); le nombre des *taxa,* enfin, est élevé.

3° *Le troisième type* se manifeste dans les niveaux 46, 43, 39, 36, 30, 24, 12, 2.

Au contraire des deux types précédents, également répartis sur la verticale, il est nettement plus fréquent dans la partie basse de la coupe. On note dans les spectres de ces niveaux les caractères suivants :

a) fréquence moyenne des Pins (38-55 %) avec une proportion moyenne de *P.* t. *haploxylon* (1/3 à 1/4), une proportion élevée de *P. mesogeensis,* et surtout, de *P. halepensis;*

b) la fréquence des Ulmacées est nettement supérieure à ce qu'elle est dans les autres types de spectres, de même que celle des Graminées;

c) la proportion des *Carya cf. aquatica* est minimale, tandis que celle du *Quercus mediterranea* est supérieure à celle de la moyenne des spectres;

d) la fréquence des Taxodiacées est moyenne (10-20 %);

e) les Cupressacées sont fortement représentées et le type « Cupressacées méditerranéennes » y est plus souvent visible;

f) enfin, le nombre des *taxa* est toujours élevé.

Plusieurs spectres présentent des caractères intermédiaires multiples (45, 40, 34, 25, 23, 13, 8 et 3); dans d'autres cas, une certaine

(1) On pourrait penser que cette pauvreté des spectres est liée au processus des observations et ne lui accorder qu'une importance très limitée. En fait, la richesse en Pins qui lui correspond s'accompagne d'une proportion particulière des divers Pins, et il s'agit bien d'une expression d'une variation de la végétation.

parenté se devine (17 et 27 apparentés au type 2; 32 et 38 apparentés à la séquence 22-19).

Afin de percer la signification de ces types de spectres, réalisés dans des niveaux épars et mélangés, on peut d'abord se demander quelle serait leur signification s'ils réalisaient des séquences continues. Le premier type correspondrait d'assez près à la description synthétique de la végétation pliocène de La Bégude suggérée aussi bien par les données qualitatives que quantitatives (p. 625 et 641). Le second type correspondrait simplement à une végétation plus étroitement littorale *(P. pinea* et *P. mesogeensis)* et peut-être légèrement plus xérique (rôle effacé des Taxodiacées). Le troisième type, par tous ses caractères, remarquablement convergents, représenterait une végétation franchement plus xérique; en particulier, il faut noter la fréquence importante des Ulmacées et des *Ulmus*, qui sont toujours importants dans les spectres du Miocène terminal continental, certainement xérique (Cl. Sittler, 1958).

Pour expliquer l'alternance de ces trois types de spectres, on peut penser seulement à une variation plus ou moins rythmique de l'origine des apports polliniques provenant en proportions variées de la végétation soit immédiate — celle des spectres du type 2 —, soit régionale — celle des spectres du type 3, — soit plus lointaine en altitude ou vers le nord — celle des spectres du type 1.

En l'absence de relation spectre-lithologie, ces variations d'apport ne peuvent pas être dues à des successions périodiques de groupements végétaux riverains, liées à des phénomènes géomorphologiques locaux. Par contre, on peut penser à une succession de groupements forestiers due à une usure du sol par chaque groupement, réalisant un assolement naturel (M. Guinochet, 1947; M. Lecointre, *in* G. Depape et *al.*, 1959).

Mais la séquence 22-19, qui apparaît comme un épisode « froid » par rapport à tout le reste du diagramme (1), montre déjà que le climat et la végétation n'étaient pas absolument stables. D'autre part, P. Demangeon (1958, 272-273), pour expliquer les stratifications du dépôt de Fournès, voisin et contemporain du nôtre, a évoqué des « modifications périodiques du climat dont la période serait représentée par des épaisseurs de dépôt de l'ordre de 10 cm » (2). Les données sédi-

(1) Les analyses polliniques sur une verticale parallèle à celle sur laquelle est établi le diagramme de la planche VI, m'ont permis de retrouver cet épisode 22-19, ainsi que les 3 types de spectres, sans que pour ces derniers une corrélation exacte soit possible entre les niveaux correspondants. Un spectre de contrôle effectué sur la verticale « princeps », entre les niveaux 21 et 20, m'a d'ailleurs démontré une stabilité assez grande de la végétation au cours de cet épisode.

(2) P. Demangeon décèle « d'autres variations moins importantes, mais à fréquence plus élevée paraissant traduire des influences de même nature » *(Ibidem)*. Chaque spectre palynologique correspondant à une tranche de sédiments épaisse de 2 à 3 cm, il n'est pas étonnant que nous n'en trouvions aucun écho précis. Tout au plus peut-on leur attribuer l'hétérogénéité de certains spectres « intermédiaires » qui intégreraient plusieurs moments superposés de ces courtes oscillations.

mentologiques impliqueraient l'existence de « périodes plus chaudes », mais aussi de « variations dans le régime des précipitations » *(Ibidem)*.

Les concomitances multiples observées dans les spectres, les variations de la proportion des Pins en fonction des variations du spectre, plaident, enfin, en faveur d'une explication climatique, au moins pour ce qui est des différences entre les spectres des types 1 et 2, d'une part, et ceux du type 3, de l'autre.

L'analyse détaillée, à chaque centimètre, par exemple, entre 2 spectres caractéristiques successifs (comme 46-43; 37-33; 29-26, etc.) permettrait-elle de trancher la question ? Devant l'énormité de la tâche, je me suis contenté de sondages au moyen de spectres de contrôle (p. 530). Le plus grand nombre s'apparente aux spectres qui n'appartiennent à aucun type (44, 40, 34, 31, etc.). Ceux qui précèdent les spectres typiques leur ressemblent beaucoup, quelques-uns sont même plus caractéristiques. Dans les trois cas examinés, les traits caractéristiques s'estompent brutalement après l'optimum de chaque type. Ni le nombre des oscillations, ni leur nature ne sont donc précisés.

Quelle que soit l'explication admise, il est bien évident que des variations d'apports polliniques, comme des oscillations climatiques de courte durée (2 500 à 4 000 ans), n'ont pu entraîner des variations du spectre que dans la mesure où une végétation xérique occupait une place importante aux abords du lieu de dépôt (de même qu'une végétation alticole avoisinait Mollon).

3° Conclusions.

Cette étude des variations significatives des diagrammes de La Bégude rejoint et renforce donc les conclusions suggérées par l'examen des données brutes des spectres. En particulier, nous avions noté que les spectres du type 3 étaient rares après l'épisode 22-19, qui apparaît incontestablement « froid » au regard des autres spectres. Cette raréfaction indiquerait soit que la végétation xérique était en même temps thermophile, soit qu'il s'agit d'une oscillation touchant autant les précipitations que les températures.

L'histoire de quelques végétaux pliocènes est reflétée par les diagrammes de La Bégude (Pl. VII) :

1° *Tsuga caroliniana* est nettement plus abondant dans les spectres du type 2 (fréquences relatives moyennes : 30 % dans les spectres du type 2, contre 11 et 3 % respectivement dans les spectres de type 3 et de type 1 et 0 % dans l'oscillation 22-19) : la spécialisation écologique de ce taxon est donc plus manifeste qu'à Mollon.

2° La fréquence moyenne de *Pinus canariensis* est décroissante dans La Bégude, où elle n'atteint jamais les chiffres obtenus à Mollon; cette disparition progressive d'un Pin de type « *silvestris* » au cours du Pliocène, montre que l'augmentation régulière du rapport « pollens

du type *silvestris* pollens du type *haploxylon* », signalée par tous les auteurs en Europe, peut couvrir des phénomènes assez différents.

3° La fréquence du Pin sylvestre, bien que maximale dans l'épisode « froid », est soutenue dans les spectres des types 1 et 3 (1). Ceci, joint au maximum observé à Mollon dans les spectres riches en alticoles, montre l'ubiquité du Pin sylvestre pliocène.

4° Dans le même sens, il faut noter (ce qui n'apparaît dans aucun diagramme) que l'un des types de *P.* t. *haploxylon*, à ballonnets emboîtants, est beaucoup plus rare après cet épisode « froid ».

5° La fréquence relative des *Carya cf. aquatica* est relativement stable et toujours supérieure à celle de Mollon-ravin.

6° Parmi les Ulmacées, *Zelkowa crenata* se comporte comme l'élément le moins thermophile (max. 22-20 et dans la partie supérieure où les spectres du type 3 sont absents).

7° *Fagus* est également présent dans les trois types de spectres, mais il faut noter son abondance dans les niveaux 22-19.

8° Il faut noter également que l'augmentation de la fréquence des Taxodiacées résulte de celle de *Taxodium*, dont l'existence paraît être dépendante d'un liséré de marécages, et de *Sequoia*, écologiquement plus tolérant que le *Sequoiadendron*.

III. — HAUTERIVES

(Planches VIII, IX, X et XI.)

1° Synthèse et corrélations.

Les spectres, moyennement riches, sont dominés par un nombre moyen de types arborescents plus divers qu'à La Bégude (*Picea, Abies, Pinus, Alnus, Quercus,* Taxodiacées).

L'abondance des spores de Polypodiacées et d'Osmondes, comme celle des pollens d'*Ilex*, évoque une végétation ombrophile luxuriante, dont la strate arborescente n'était pas entièrement fermée. Cet aspect du milieu et de la végétation sensible dans les spectres ne se dégage aucunement des données qualitatives.

Il faut noter ici, pour la première fois, une relation nette entre la lithologie et certains traits du diagramme : dans les niveaux ligniteux, il faut compter un beaucoup plus grand nombre de grains de grande taille, en particulier de bi-ailés, du fait de leur plus mauvaise capacité de conservation ; dans ces mêmes niveaux, on trouve des bouffées assez nettes d'*Alnus* et de *Sphagnum*. Ceci souligne une forte intervention des groupements jouxtant le lieu de dépôt, dans les apports polliniques.

(1) Dans les spectres du type 2, seuls *Pinus pinea* et *P. mesogeensis* sont bien représentés alors que la fréquence totale des Pins est faible.

Au premier abord, les diagrammes apparaissent comme intermédiaires par rapport à ceux de La Bégude et de Mollon. En fait, les points communs avec l'un et l'autre sont superficiels (fréquence non négligeable des pollens d'alticoles, nombre moyen des types d'arbres dominants), alors que les traits fondamentaux (richesse et équilibre des spectres pour Mollon, stock xérophile pour La Bégude) sont absents. Les corrélations et les comparaisons sont donc difficiles à établir.

Si l'on se réfère aux diagrammes de W. Zagwijn (*l. c.* : Bouwberg, Pl. III; Koningsbosch, Pl. IX; Susteren, Pl. XI), les traits les plus caractéristiques de la partie inférieure du diagramme de Hauterives-exploitation (fréquence élevée des *Ilex* et des Polypodiacées) évoquent à la fois la partie terminale du Brunssumien et le Reuvérien. Les pourcentages élevés d'Osmonde, au sein desquelles *O. claytoniana* est presque seule avec quelques *O. cf. cinnamonea*, inclinent nettement vers le Reuvérien.

Les pourcentages modestes de Taxodiacées ont la même signification, ainsi que les fréquences élevées d'*Alnus*.

La faible représentation de *Nyssa* et des Myricacées inclinerait aussi vers le Reuvérien, mais leur effacement permanent depuis la base de Mollon diminue la portée de cette indication (1).

Les arguments en faveur d'une assimilation au Brunssumien, que l'on pourait tirer du pourcentage élevé des Cupressacées et de l'importance relative des *Pinus* t. *haploxylon*, sont suspects puisqu'il s'agit, nous l'avons dit, de caractères méridionaux.

Seule reste en faveur de cette interprétation l'importance de la proportion des *Pterocarya* par rapport aux *Carya*.

Au total, même en tenant compte du fait que les spectres sont fortement influencés par la physiographie de l'aire de production pollinique (pourcentage élevé des *Abies, Picea et Quercus*), la majorité des arguments plaide en faveur du Reuvérien. Nous verrons dans quelle mesure les variations du climat et de la végétation sont en accord avec cette interprétation.

2° *Variations significatives et concomitances.*

Hauterives-Exploitation (Planches VIII et IX).

1° Des maximums fugaces d'*Abies* et *Picea* s'observent dans les niveaux 30 et 29, 12, 9, 6 et 5, et dans les niveaux 27 et 1 pour le *Picea* seul. Une dépression des *Pinus* leur correspond, mais il s'agit seulement d'une conséquence mathématique, puisque le pourcentage des bi-ailés demeure le même au regard du reste du spectre.

2° Les fréquences moyennes, au contraire, montrent une légère

(1) Pour la même raison, le faible pourcentage des Ericacées ne peut être invoqué comme caractère brunssumien.

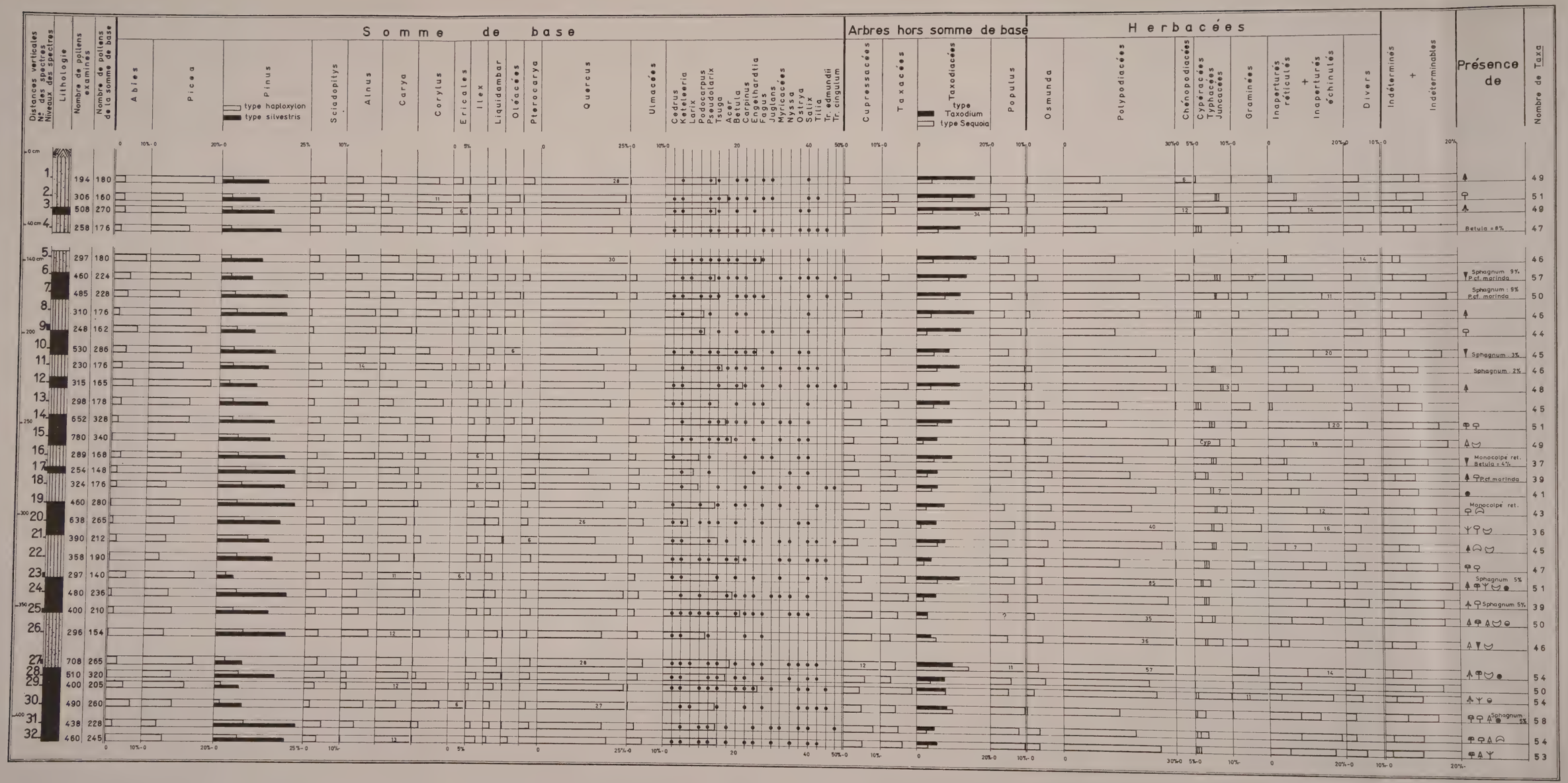
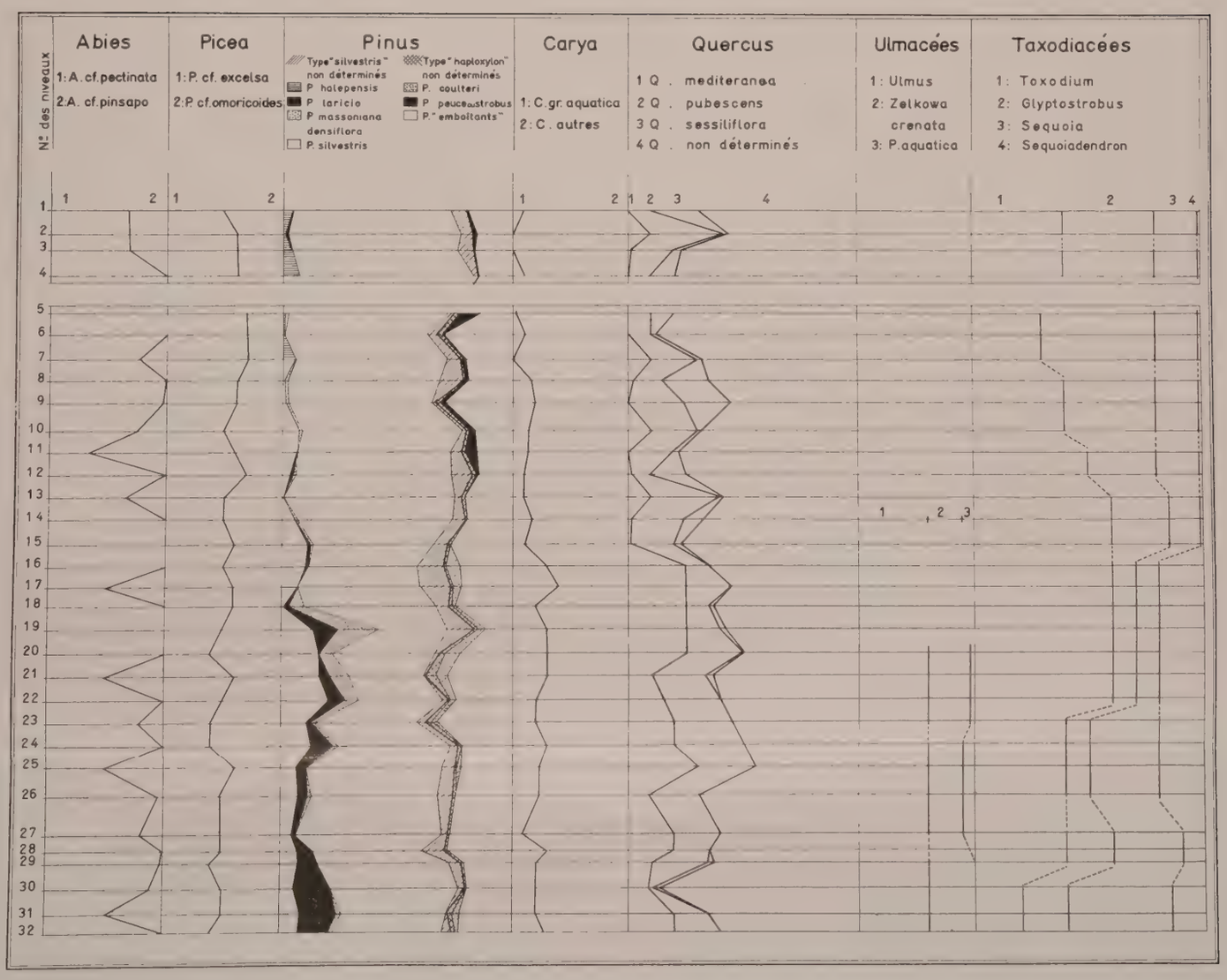

Somme de base
Arbres hors somme de base
Herbacées
Distances verticales
N° des spectres
Niveaux des spectres
Lithologie
Nombre de pollens examinés
Nombre de pollens de la somme de base
Abies
Picea
Pinus
type haploxylon
type silvestris
Sciadopitys
Alnus
Carya
Corylus
Ericales
Ilex
Liquidambar
Oléacées
Pterocarya
Quercus
Ulmacées
Cedrus
Keteleeria
Larix
Podocarpus
Pseudolarix
Tsuga
Acer
Betula
Carpinus
Engelhardtia
Fagus
Juglans
Myricacées
Nyssa
Ostrya
Salix
Tilia
Tr. edmundii
Tr. cingulum
Cupressacées
Taxacées
Taxodiacées
type Taxodium
type Sequoia
Populus
Osmunda
Polypodiacées
Chénopodiacées
Cypéracées
Typhacées
Juncacées
Graminées
Inaperturés réticulés
+
Inaperturés échinulés
Divers
Indéterminés
+
Indéterminables
Présence de
Nombre de Taxa
0 cm
40 cm
140 cm
200
250
300
350
400
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
194 180
306 160
508 270
258 176
297 180
460 224
485 228
310 176
248 162
530 286
230 176
315 165
298 178
652 328
780 340
289 168
254 148
324 176
460 280
638 265
390 212
358 190
297 140
480 236
400 210
296 154
708 265
510 320
400 205
490 260
438 228
460 245
Betula = 8%
Sphagnum 9% P.cf. morinda
Sphagnum : 9% P.cf. morinda
Sphagnum 3%
Sphagnum 2%
Monocolpé ret. Betula = 4%
P.cf. morinda
Monocolpé ret.
Sphagnum 5%
Sphagnum 5%
Sphagnum 5%
49
51
49
47
46
57
50
46
44
45
46
48
45
51
49
37
39
41
43
36
45
47
51
39
50
46
54
50
54
58
54
53

PLANCHE IX : HAUTERIVES-EXPLOITATION



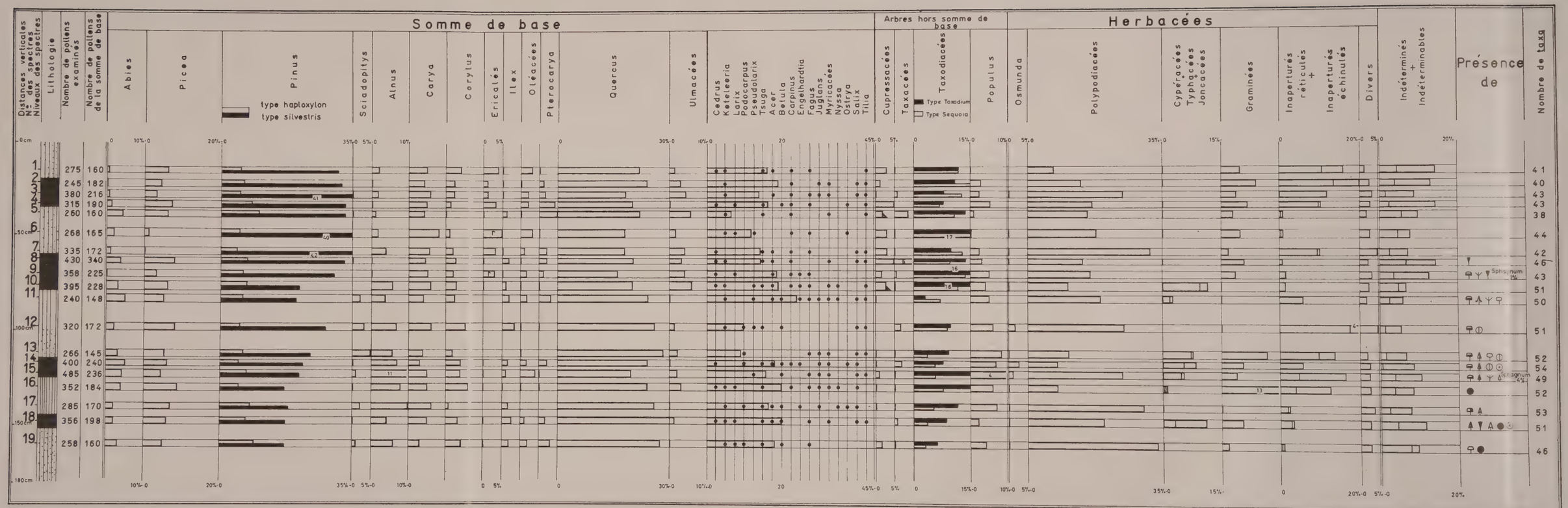
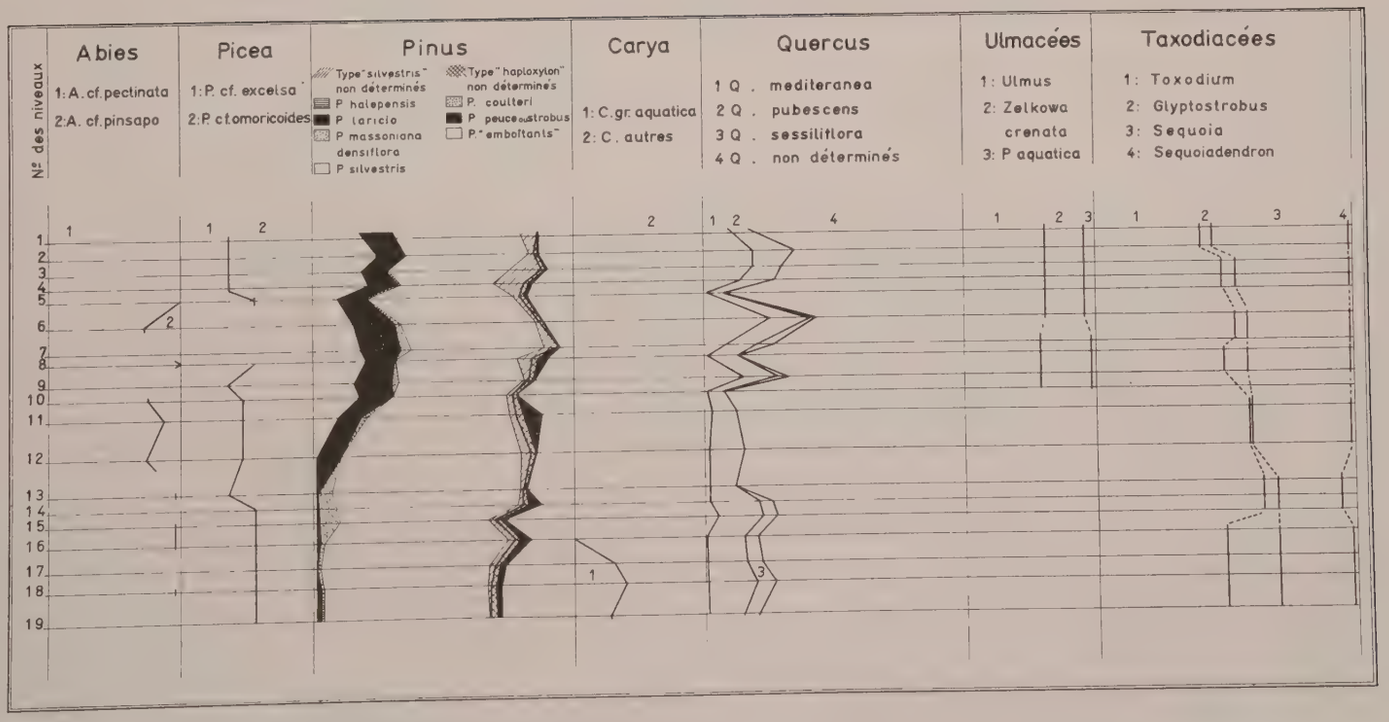

Distances verticales
N° des spectres
Niveaux des spectres
Lithologie
Nombre de pollens examinés
Nombre de pollens de la somme de base
Somme de base
Abies
Picea
Pinus
type haploxylon
type silvestris
Sciadopitys
Alnus
Carya
Corylus
Ericalés
Ilex
Oléacées
Pterocarya
Quercus
Ulmacées
Cedrus
Keteleeria
Larix
Podocarpus
Pseudolarix
Tsuga
Acer
Betula
Carpinus
Engelhardtia
Fagus
Juglans
Myricacées
Nyssa
Ostrya
Salix
Tilia
Arbres hors somme de base
Cupressacées
Taxacées
Taxodiacées
Type Taxodium
Type Sequoia
Populus
Herbacées
Osmunda
Polypodiacées
Cypéracées
Typhacées
Joncacées
Graminées
Inaperturés réticulés +
Inaperturés échinulés
Divers
Indéterminés + Indéterminables
Présence de
Sphagnum
Nombre de taxa
0cm
50cm
100cm
150cm
180cm
1 275 160 41
2 245 182 40
3 380 216 43
4 315 190 43
5 260 160 38
6 268 165 44
7 335 172 42
8 430 340 46
9 358 225 43
10 395 228 51
11 240 148 50
12 320 172 51
13
14 266 145 52
15 400 240 54
16 485 236 49
17 352 184 52
18 285 170 53
19 356 198 51
258 160 46

PLANCHE XI : HAUTERIVES-CLAREY



mais constante augmentation à partir des niveaux 14-13 (avec une petite récession pour les 4 niveaux supérieurs). Les proportions relatives des *Abies pectinata* et *A. pinsapo* (Pl. IX) sont extrêmement variables, mais non significatives. Ces mouvements s'accompagnent d'une diminution de la fréquence des Pins, qui correspond à une baisse de l'ensemble des bi-ailés et d'une raréfaction des *P.* t. *haploxylon*. En même temps, on observe d'ailleurs une baisse de fréquence des *Sciadopitys, Carya, Ilex, Liquidambar, Pterocarya,* Ulmacées, Cupressacées, Taxodiacées, *Osmunda* et Polypodiacées. Inversement, la fréquence de *Corylus,* des Ericacées et, à un moindre degré, de *Quercus* est plus élevée à partir des mêmes niveaux. Sur le diagramme annexe (Pl. IX) s'observe une baisse synchrone de la proportion de *Pinus halepensis,* de *Sequoiadendron* et de *Quercus mediterranea,* tandis que le *Q. sessiliflora* est plus élevé dans les niveaux 9-8 et le Pin sylvestre dès le niveau 15.

3° La zone des niveaux 22-15 est marquée par un optimum du pourcentage des *Osmunda* et des *Ilex,* une diminution des *Corylus* et, à un moindre degré, des *Picea,* une présence plus continue des *Woodwardia,* tandis que la proportion de *Taxodium,* de *Pinus coulteri* (et avec cette dernière celle des *P.* t. *haploxylon*), ainsi que celle de *P. halepensis* et de *Quercus mediterranea,* est plus forte. La base de cette série est marquée par une régression du *Pinus cf. laricio* et des Cupressacées.

4° Nonobstant toutes ces variations, la fréquence des Taxodiacées croît régulièrement, mais c'est surtout du fait des pollens du type *Taxodium,* plus précisément du genre *Glyptostrobus,* pour la partie supérieure de la séquence.

Hauterives-Clarey (Planches X et XI).

1° La fréquence des *Abies* et *Picea* ne subit aucune variation significative (sauf un léger creux dans les niveaux 6 et 7), bien que la proportion d'*A. pinsapo* montre une tendance à augmenter vers la partie supérieure.

2° Le mouvement le plus important de ce diagramme est constitué par l'augmentation de fréquence des Pins qui se traduit exclusivement par une augmentation de la proportion des *P. halepensis* et *P. cf. laricio* au détriment du *P. silvestris.* Ce mouvement s'accompagne d'une baisse régulière de fréquence des *Alnus, Corylus, Quercus* et Cypéracées et d'une augmentation de celle des Ericacées, *Pterocarya,* Ulmacées et peut-être Cupressacées.

3° On peut observer dans ce diagramme la « disparition » apparente des *Carya cf. aquatica* et de *Tricolporopollenites edmundii, Tr. cingulum* et *Tr. pseudocingulum.*

4° Les Taxodiacées sont stables dans leur ensemble, mais la proportion de grains du type *Sequoia,* et du *Sequoia* lui-même, augmente régulièrement.

Toutes ces variations s'expliquent aisément. Les maximums fugaces d'*Abies* et de *Picea,* sans écho réel dans le reste du spectre, correspondent certainement à des apports lointains, surajoutés. Les autres variations correspondent certainement à des oscillations climatiques :

a) la zone des niveaux 22-19 de Hauterives-exploitation, par l'ensemble de ses caractères, témoigne d'une oscillation plus chaude et plus humide bien que le regain de *Pinus halepensis* paraisse contredire un peu ce dernier point, de sorte qu'elle est vraisemblablement seulement plus chaude.

b) Toute l'évolution de la partie supérieure du diagramme traduit très nettement, d'une manière très cohérente, un refroidissement. La partie la plus haute, stratigraphiquement isolée, marque cependant une pause dans cette évolution climatique.

L'ensemble du diagramme de Hauterives-Clarey traduit aussi une évolution générale du climat et de la végétation, mais il est impossible de préciser la part prise respectivement par l'assèchement et par le réchauffement qui se combinent certainement.

3° Conclusions.

A Hauterives, pour la première fois dans ce travail, une évolution assez nette du climat et de la végétation est traduite par l'analyse pollinique.

La distance verticale qui sépare Hauterives-exploitation de Hauterives-Clarey interdit pourtant de penser que les variations observées à Hauterives-Clarey constituent le mouvement en retour de l'évolution climatique observée à Hauterives-exploitation. Une oscillation d'une telle durée aurait, en effet, des conséquences beaucoup plus importantes sur le spectre qui demeure encore fort riche en éléments « tertiaires » (14 % de la fréquence dans la somme de base, sans compter les Taxodiacées, au sommet de Hauterives-Clarey).

Ces mouvements font certainement partie des oscillations qui ont marqué le passage Tertiaire-Quaternaire, mais il est difficile d'en préciser plus exactement l'âge. Cependant, la végétation qui les a subis est différente de celle qui caractérise l'extrême fin du Pliocène dans le Nord-Ouest de l'Europe — en particulier du fait des Taxodiacées. D'autre part, on y observe la disparition des *Symplocos* et de *Tr. edmundii* (pour autant que mes observations permettent de la tenir pour définitive) (1) qui, selon W. Zagwijn (*l. c.*, 42), caractérise le léger refroidissement du passage Brunssumien-Reuvérien. En faisant abstraction de la différence de latitude, on est conduit — en opposition avec les conclusions tirées de l'examen de l'ensemble

(1) La disparition d'éléments thermophiles au cours d'une phase caractérisée par un réchauffement peut paraître paradoxale; cependant, il n'est pas impossible que l'assèchement, même contemporain d'un réchauffement, leur ait été plus préjudiciable qu'une phase froide.

des données pollenanalytiques — à situer les mouvements climatiques observés à Hauterives-Clarey vers la fin du Brunssumien.

On retrouve donc, à propos de Hauterives, le même problème de datation que pour La Bégude.

Par ailleurs, quelques indications concernant les végétaux pliocènes sont à noter dans les diagrammes de Hauterives :

1° *Abies pectinata* et *A. pinsapo* s'équilibrent à peu près sur toute la hauteur de Hauterives-exploitation; ceci incline à penser qu'*A. pinsapo* occupe dans la végétation une place presque équivalente à celle d'*A. pectinata*. Cependant, *A. pinsapo* est largement dominé à la base de Hauterives-Clarey, puis reprend un peu d'importance plus haut. On peut expliquer ces faits — une oscillation intermédiaire hypothétique ayant été plus « froide » que la séquence observée — si l'on admet que *A. pinsapo* n'était pas un alticole aussi strict que son congénère, mais que, par contre, il était plus xérophile.

2° *Pinus silvestris* est le premier, parmi ses congénères, à réagir au refroidissement : dans les populations qui végétaient sous le climat particulièrement doux correspondant à la base d'Hauterives-exploitation, figuraient certainement des biotypes prédisposés à un climat plus froid.

3° La proportion des grains de *Sequoiadendron* devient extrêmement faible dès le début du refroidissement; au-dessus, sa représentation est vraiment celle d'un « fossile » (on peut se demander s'il ne s'agit pas d'apports secondaires d'origine pédologique : p. 509).

4° *Glyptostrobus* marque une augmentation nette au moment de la phase de refroidissement.

5° *Quercus mediterranea* et *Pinus halepensis*, très touchés à Hauterives - exploitation, repartent rapidement à Hauterives-Clarey. Le dynamisme pliocène des deux espèces arborescentes les plus importantes et les plus caractéristiques de l'actuelle région méditerranéenne est à retenir.

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DES RÉSULTATS DE L'ANALYSE POLLINIQUE

1° Les analyses polliniques effectuées apportent donc, au total, les précisions suivantes sur l'histoire pliocène de la végétation de la région rhodanienne :

a) Au début du Pliocène, sous un climat apparemment stable, subissant peut-être quelques oscillations sèches très peu marquées, une végétation arborescente fermée entoure le lac bressan et s'étage en zones tranchées jusqu'à une altitude importante, non seulement sur les pentes jurassiennes voisines mais jusqu'à leur sommet.

b) Vers la fin du comblement marin, la végétation moins fermée du bas Rhône, qui comporte un ensemble xérophile important, souligne une légère phase de refroidissement et subit des variations périodiques qui semblent sous la dépendance de courtes oscillations climatiques, déjà mises en évidence par la sédimentologie.

c) Immédiatement après le retrait de la mer, à Hauterives, la végétation, plus ou moins ouverte mais encore luxuriante de la moyenne vallée du Rhône, subit des oscillations climatiques marquées (au moins deux) qui entraînent un appauvrissement floristique.

Quelles que soient les corrélations exactes, c'est pour les niveaux inférieurs de Hauterives que se trouvent les spectres correspondant au climat le plus différent du climat actuel de la région (pourcentage élevé des *Ilex, Sequoia* et Osmondes; fréquence élevée des *Symplocos,* Célastracées et *Woodwardia* (1).

L'existence à La Bégude d'une végétation xérophile, sans équivalent dans le Nord-Ouest de l'Europe, qui constitue le trait le plus original de la région rhodanienne, montre que les régions méridionales échappaient à ces influences climatiques. Ainsi est matéria-

Tableau IV. — ***Position des trois gisements étudiés et des variations du niveau de la mer dans le cadre de la stratigraphie classique et de la biostratigraphie.***

Echelle stratigraphique classique		Niveau des mers et Position des gisements	Echelle biostratigraphique (W. Zagwijn)
Pléistocène	Sicilien	*transgression*	
?	Calabrien (1)	Hauterives	Reuvérien
		régression	
Pliocène	Astien	La Bégude	Brunssumien ou Reuvérien
		? Mollon	Sustérien
	Plaisancien	*transgression*	
Miocène	Pontien	régression	

(1) = Villafranchien ?

(1) Ceci est en relation avec les observations de W. Szafer (1954) et de W. Zagwijn *(l. c.)*, selon lesquelles, dans l'ensemble du Pliocène, c'est la partie moyenne qui a joui du climat le plus chaud, le plus humide et le plus uniforme, ce climat s'étant partiellement retrouvé au début du Pliocène supérieur.

lisée la différenciation régionale du climat et de la végétation de l'Europe au Pliocène, différenciation à laquelle plusieurs paléobotanistes avaient déjà été amenés à penser (B. Steffanoff et D. Jordanoff, 1935; K. Mädler, 1939; et, surtout, W. Szafer, 1946, 110).

Le tableau IV résume les diverses corrélations que l'on peut établir à propos des trois gisements étudiés.

2° Les analyses polliniques permettent aussi d'éclairer l'histoire pliocène de quelques-uns des *taxa* rencontrés :

a) *Abies :* le taxon désigné sous le nom d'*A. pinsapo,* apparaît à Mollon comme une espèce nettement moins alticole qu'*A. pectinata,* alors qu'à Hauterives il semble écologiquement plus proche de ce dernier, quoique légèrement plus xérophile. Une évolution de ce Sapin méditerranéen au cours du Pliocène est donc apparente dans les diagrammes polliniques.

La plus grande fréquence d'*A. concolor* à La Bégude est à mettre au compte de la xérophilie, actuellement bien nette, de cette espèce.

b) *Picea :* aucune variation significative n'est sensible dans la fréquence relative des *P. excelsa* et *P. omoricoides,* qui paraissent jouir d'une égale vitalité au Pliocène. L'histoire pléistocène de ces deux espèces réserve certainement beaucoup de surprises.

c) *Pinus :* les pollens de *P. silvestris,* importants dans des spectres très variés, semblent représenter, dès le Pliocène, une gamme de biotypes, comme le souligne encore, à Hauterives, la rapide réaction de leur fréquence à l'évolution climatique. Au contraire, *P. massoniana* (ou *P. densiflora*), *P. coulteri, P. mesogeensis* et *P. pinea* paraissent liés à un milieu assez étroit. La fréquence toujours modeste du *P. canariensis* ne permet pas d'observer des variations significatives, mais sa diminution régulière évoque fortement un effacement inéluctable, inscrit par le passé antépliocène de l'espèce.

Parmi les *Pinus* t. *haploxylon,* les types les plus archaïques se comportent d'une façon aberrante par rapport à tous leurs congénères, tandis que l'une des espèces les mieux individualisées fait montre d'une grande sensibilité à la détérioration des conditions climatiques intrapliocènes.

D'autre part, la fréquence des pollens de Pins appartenant à ce type est nettement supérieure dans la région rhodanienne à ce qu'elle est durant la même époque dans la basse vallée du Rhin.

D'après les observations de H. Weyland et *al.* (1960), la même différence se retrouve entre la Grèce et l'Europe centrale, bien qu'à même latitude elle soit plus élevée à l'Est qu'à l'Ouest. Il y aurait donc au Pliocène une raréfaction des Pins correspondants suivant une double direction à partir du Sud-Est — où ils étaient aussi nombreux qu'au Miocène dans l'Europe centrale — vers le Nord et vers l'Ouest.

d) *Tsuga :* indiquée, semble-t-il, à Mollon, la spécialisation écologique et sociologique du *T. caroliniana* est nettement visible à La Bégude.

Par ailleurs, il faut noter que le pollen de *T. canadensis* se rencontre, particulièrement à La Bégude, dans des spectres qui reflètent une végétation différente et, vraisemblablement (1), un climat très différent de ceux dans lesquels croît l'espèce actuelle. De plus, il est moins abondant à Hauterives qu'à La Bégude, contrairement à ce que l'ensemble des spectres ferait attendre.

e) *Planera aquatica :* l'absence de *Pl. aquatica* dans le diagramme de La Bégude témoignerait de l'ancienneté des exigences écologiques actuelles de cette espèce.

f) *Carya :* la fréquence relative des pollens de *C. cf. aquatica* parmi les pollens du genre, diminue à Mollon, se retrouve élevée à La Bégude, puis décroît nettement à Hauterives jusqu'à disparition apparemment complète. Il est difficile d'expliquer cette histoire compliquée, si l'on n'admet pas qu'il s'agit d'un reflet de vicissitudes régionales des marécages pliocènes qui nous sont inconnues. Bien que *C. aquatica* et *C. pecan* soient des arbres de forêts humides plutôt que des marécages, ils supportent, en effet, de longues submersions.

g) *Quercus :* dans des spectres très différents, les pollens de Chênes ont des pourcentages semblables (Mollon-rivière 16 et 8, La Bégude 30 et 44, par exemple) grâce certainement à la présence d'espèces différentes. De plus, des fréquences très différentes de *Quercus* peuvent être concomitantes de fréquences identiques pour les végétaux habituellement associés avec lui dans la « Chênaie mixte » du Post-glaciaire (*Quercus* + *Acer* + *Fraxinus* + *Tilia* + *Ulmus*) (niveaux 14 et 19 de Mollon-ravin, 24 et 5 de Hauterives-exploitation, etc.). L'extension de la notion de « Chênaie mixte » paraît dans ces conditions très peu fondée pour le Pliocène de notre région; tout au plus peut-on, en l'utilisant, mettre en évidence les proportions relatives des apports de pollens anémogames ou des apports immédiats et de ceux de l'ensemble de la végétation, dans laquelle les Chênes occupaient — intégrés à des groupements très divers — une place globalement importante.

— *Q. mediterranea,* dont la fréquence est oscillante à Mollon, est bien représenté à La Bégude. A Hauterives, il se montre sensible à l'oscillation froide, mais il est bien représenté dans l'optimum climatique qui la précède et reprend rapidement du terrain au cours du mouvement en retour vers un climat plus sec et plus chaud.

(1) Il est toujours hasardeux de juger de la signification paléoclimatique d'une espèce d'après sa répartition actuelle. Ainsi que l'a suggéré H. Brockmann-Jerosch (1914, 257), des facteurs historiques peuvent fort bien avoir réduit l'aire actuelle de certaines espèces très en deçà de leurs limites climatiques réelles. L'absence de certaines espèces de régions dont le climat leur est convenable — comme celle du Cèdre dans certaines parties du Grand Atlas central ou occidental par exemple (L. Emberger, 1938, 49) — montre la réalité de tels phénomènes.

Cet élément « méditerranéen », limité seulement par une thermophilie assez stricte, se montre en définitive plus tolérant qu'il ne l'est actuellement au regard des variations d'humidité.

— Il en est de même de *Q. pubescens* dont les vicissitudes sont extrêmement discrètes au regard de toutes les variations du spectre.

— La fréquence de *Q. sessiliflora,* au contraire, semble se modeler, dès le Pliocène, sur les variations d'une végétation du type de celle dans laquelle il prospère actuellement.

h) *Fagus :* les variations de fréquence de ce *taxon* sont extrêmement réduites (tout au plus est-il plus abondant à Mollon) et ne permettent pas de lui prêter le tempérament du *F. silvatica* actuel. La détermination proposée sur la base du type pollinique moyen de *Fagus* reçoit ainsi une confirmation.

i) *Taxodiacées :* les variations des proportions relatives de *Sequoia* et *Taxodium* reflètent l'essentiel de l'histoire des Taxodiacées. Elles sont surtout liées aux conditions stationnelles trouvées à proximité du dépôt pour les représentants du second de ces genres. Celui-ci, d'après les données de l'analyse pollinique, ne devait pas compter d'espèce alticole comparable à celle connue actuellement de l'Amérique centrale. Par ailleurs, le *Sequoia* pliocène, par sa fréquence peu élevée à La Bégude et son comportement à Hauterives-Clarey, où l'influence sur le spectre des conditions stationnelles offertes aux groupements riverains est rendue sensible par l'interdépendance lithologie-diagramme, paraît dépendre d'une forte humidité édaphique.

Le seul mouvement qui affecte les *Glyptostrobus* au sein d'un même gisement (Hauterives) semble témoigner d'un caractère peu thermophile inattendu, puisqu'en opposition absolue avec la distribution et l'écologie de l'espèce actuelle; il est d'autant plus remarquable qu'il suffit à expliquer les différences de fréquence des Taxodiacées entre le « Reuvérien » de Hauterives et le Reuvérien hollandais.

j) *Sequoiadendron :* il se comporte au Pliocène comme une espèce se survivant à elle-même hors des vicissitudes du milieu et de la végétation ambiante.

k) Il faut enfin remarquer que la disparition de plusieurs formes polliniques (*Tr. megaexactus* à Mollon, *Tr. edmundii, Tr. pseudocingulum, Symplocos* et *Podocarpus* à Hauterives) n'est soulignée par aucune modification concomitante importante des spectres : l'extinction d'une ou plusieurs espèces particulières ne s'accompagne donc d'aucune altération de la flore ni de la végétation dans leur ensemble. Cependant, l'évolution générale du diagramme permet tout de même d'invoquer, avec une certaine vraisemblance, des variations écologiques (*cf.* note p. 650) : la preuve absolue de la disparition sans cause externe n'est guère valable que pour *Tr. megaexactus* à Mollon.

L'analyse pollinique du Pliocène est donc riche d'enseignements concernant l'histoire du climat et celle des végétaux eux-mêmes. Il faut cependant souligner que la plupart des résultats sont étroitement dépendants de la précision des déterminations, obtenue grâce à l'étude palynologique détaillée.

3° Sur le plan méthodologique, ces analyses polliniques soulignent la vanité de l'extension automatique, dans le temps ou dans l'espace, de certaines notions pourtant bien assurées (Chênaie mixte dans le Pliocène; rapport *Pinus* t. *haploxylon/P.* t. *silvestris,* dans le Sud de l'Europe). De plus, l'image pollinique de La Bégude, beaucoup plus localisée, montre que les sédiments marins — lorsqu'ils sont purs d'apports du large — sont certainement plus favorables à l'analyse pollinique que les sédiments lacustres. Pour ces derniers, la variabilité des apports polliniques est telle que toute datation sur la base d'une courte séquence est aléatoire (1).

4° Sur le plan de la corrélation stratigraphique, le gisement de Mollon peut être rapporté au Sustérien, mais cette corrélation, essentiellement basée sur l'absence de types rares, est plus qualitative que quantitative. Les niveaux de La Bégude et de Hauterives sont plus récents, mais l'analyse pollinique n'apporte aucun argument déterminant pour les rapporter soit au Pliocène moyen (Brunssumien), soit au Pliocène supérieur (Reuvérien) (2). Dans les deux cas (sauf à admettre, contre l'évidence géologique, que tout le Reuvérien sépare les deux gisements, ou que Hauterives est plus récent que La Bégude), on est amené à penser que les deux gisements sont presque contemporains et que la détérioration climatique qui a marqué la fin de la période à laquelle ils appartiennent a procédé par oscillations de plus en plus accentuées.

L'analyse pollinique n'apporte donc aucune précision nouvelle aux corrélations stratigraphiques; notamment, elle ne peut guère contribuer à une estimation objective de la durée qui sépare Mollon des deux autres gisements (p. 544).

5° Il est instructif de remarquer que les difficultés des corrélations proviennent d'une différenciation régionale de la végétation; or, celle-ci tient surtout, nous l'avons vu, à un élément xérophile particulièrement bien représenté à La Bégude où il se montre très

(1) Ceci explique certainement les différences d'estimation faites par le géologue et par le palynologue de l'âge des lignites de La Raza (*cf.* p. 548) et rend compte des différences de flores pour des gisements faunistiquement contemporains *(Ibid.);* de même, la fragilité d'une limite Tertiaire-Quaternaire reposant sur « la grande abondance de Graminées et d'*Alnus* » (B. Duverne, 1957, 44) devient évidente.

(2) Il faut cependant noter que si on admet l'âge Reuvérien, presque tout le « Villafranchien » superposé au comblement marin et lacustre est bien Quaternaire; si l'on admet l'âge Brunssumien, le refroidissement du passage Tertiaire-Quaternaire partage ce même Villafranchien.

sensible à un épisode apparemment « froid » (p. 645). Ceci, joint au fait qu'assèchement et réchauffement sont inséparables à Hauterives-Clarey, semble indiquer que les problèmes posés à la végétation au Sud-Est de l'Europe par les vicissitudes climatiques de la fin du Tertiaire se sont présentés en termes d'humidité autant peut-être qu'en termes de températures (1). Malheureusement, il est impossible de savoir si cette ambiguïté tient aux caractères météorologiques propres de ces vicissitudes ou, au contraire, à une certaine ambivalence écologique des éléments xérophytiques de la fin du Tertiaire.

(1) Ces oscillations d'humidité n'ont pas forcément porté sur l'importance des précipitations mais peut-être, pour une part impossible à préciser, sur leur rythme, le rythme méditerranéen se substituant au rythme tropical ou océanique. Ces oscillations qui ont préludé à l'installation de la sécheresse estivale — certainement pléistocène : D. I. Axelrod, 1959 — se sont, de toute façon, présentées comme des périodes sèches pour les végétaux pliocènes.

CHAPITRE V

ÉTUDE DES VARIATIONS VERTICALES DU POLLEN DE QUELQUES *TAXA*

L'analyse des variations verticales de la morphologie pollinique a été conduite suivant la méthode exposée dans les pages 533 et 534.

Un premier choix a porté sur les *taxa* des genres suivants : *Abies, Picea, Tsuga, Pinus, Quercus, Fagus, Pterocarya, Ulmus* et *Zelkowa, Liquidambar.*

En fait, un petit nombre seulement s'est révélé intéressant et la plus grande partie de ce travail de morphologie comparée ne vaut pas d'être exposée. Les résultats positifs sont cependant encourageants, sinon par leur contenu immédiat, du moins parce qu'ils montrent l'intérêt de la méthode et ses possibilités sur un matériel plus âgé et, surtout, étalé sur une période plus longue.

L'exposé de ces résultats sera suivi dans chaque cas des conclusions historiques qui en découlent, puis, s'il y a lieu, des considérations paléobiologiques issues de leur confrontation avec les résultats de l'analyse pollinique.

I. — ABIES

1° A. pinsapo.

La représentation superposée des pollens d'*A. pinsapo* du niveau de base de Mollon-rivière, des niveaux de La Bégude et des trois niveaux du sommet de Hauterives-Clarey, montre qu'il existe une variation significative (fig. 19).

A première vue, le diagramme de dispersion indique déjà une augmentation de taille du corps du grain et même une plus grande profondeur des ballonnets parmi les pollens de La Bégude et Hauterives. Il est nécessaire de vérifier si des caractères qualitatifs varient de pair, afin d'éliminer des variations purement artificielles (écrasement plus grand des grains par les sédiments, par exemple).

Pour ce faire, il faut étudier les corrélations des différents caractères puis confronter l'ensemble le plus important avec cette variation des mensurations apparemment liée au gisement, donc à l'âge des grains.

Il est facile de vérifier que le mode d'attache et la position des ballonnets, l'ornementation de l'exine et l'épaisseur de la calotte, la présence d'un rebord latéral, ne sont liés à aucun caractère quantitatif. Les boursouflures sur la calotte

sont plus fréquentes chez les grains de faible dimension à ailes plutôt profondes, mais c'est le seul caractère ayant cette tendance.

La concavité de la calotte est plus fréquente chez les pollens à ballonnets profonds, mais il y a une nette dominance de grains de grande taille parmi ceux-ci. Les ballonnets de grand volume se trouvent de préférence chez les pollens de

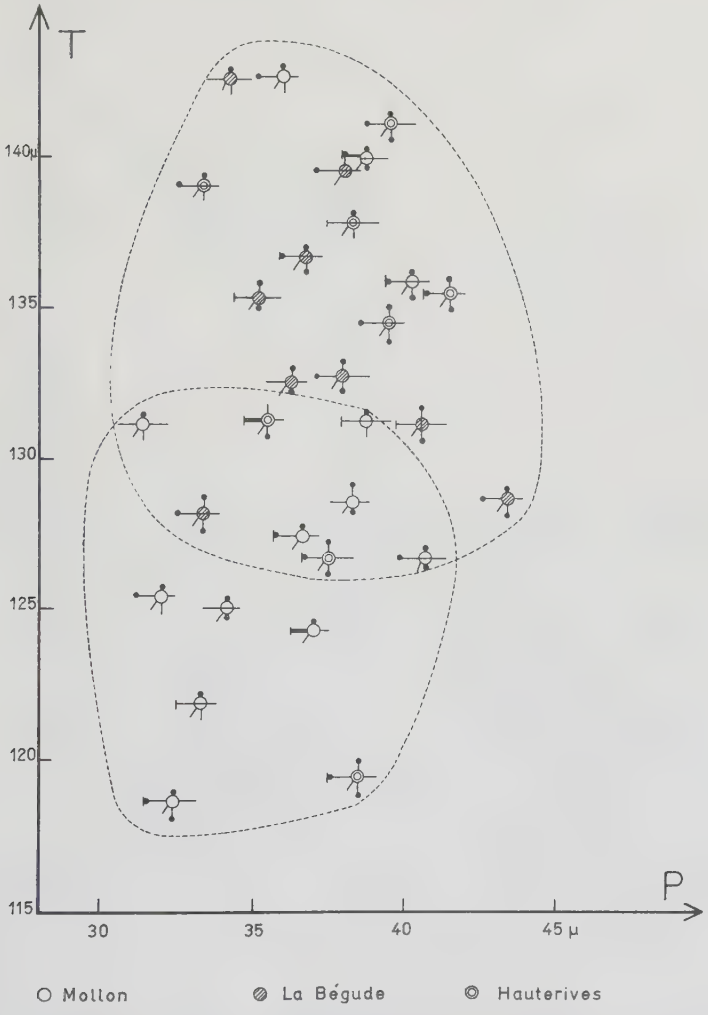


Fig. 19. — Diagramme-test de la variabilité avec le temps des pollens d'*Abies pinsapo* (représentation symbolique des caractères de la figure 5, p. 522).

grande taille. La même distribution se retrouve très nettement pour la forme en ellipsoïde allongé du corps du grain, au contraire de la forme en ellipsoïde aplati.

Au total, les ballonnets de grand volume, la forme en ellipsoïde allongé du corps du grain, la concavité de la calotte, forment un ensemble de caractères dont les variations sont corrélatives de la taille et, moins nettement, de la profondeur des ballonnets.

Sur la figure 19, sont dessinées les deux aires de dispersion des grains chez lesquels se manifestent les tendances les plus différentes en ce qui concerne ces caractères liés. Manifestement, des grains de

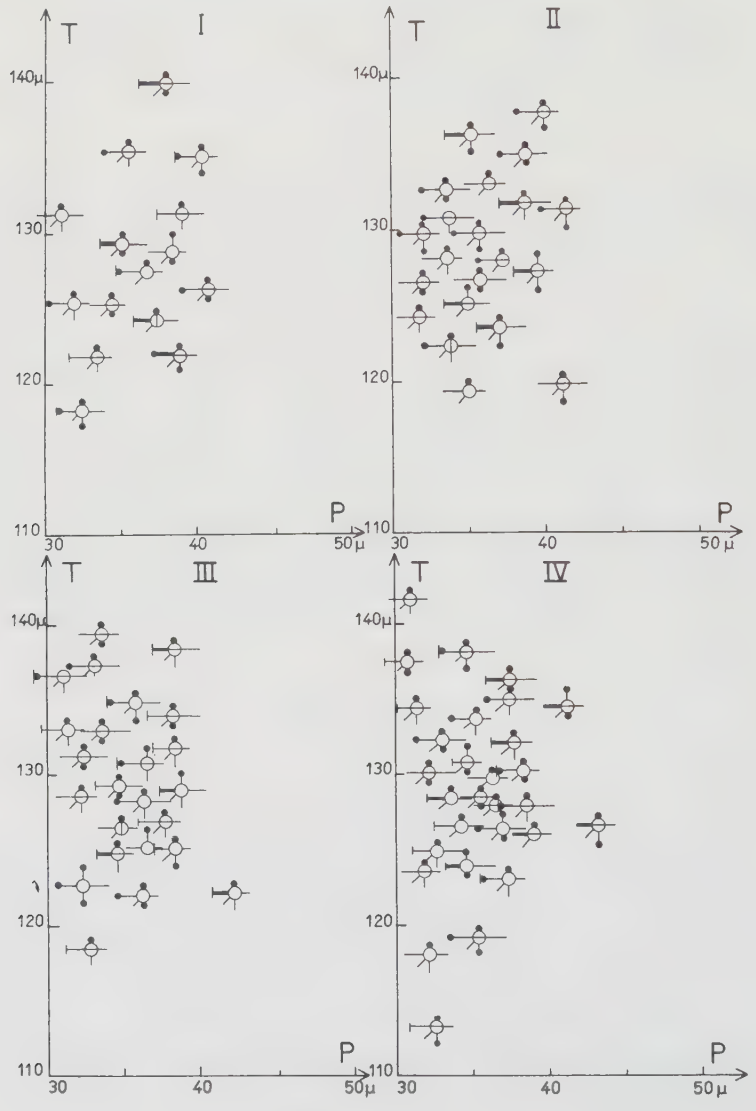


Fig. 20. — Diagrammes de dispersion symbolique des pollens d'*Abies pinsapo*. I : Mollon-rivière, 16-33; II : Mollon-rivière, 6-1; III : Mollon-ravin, 16-14; IV : Mollon-ravin, 4-1.

Mollon sont majoritaires dans l'une, et des grains de La Bégude et Hauterives — entre lesquels n'apparaît aucune différence évidente — dans l'autre.

Il y a donc une variation significative avec le temps.

Afin de préciser le sens, l'importance et le déroulement de cette variation, les idéographes suivants ont été collationnés et comparés (fig. 20 et 21) :

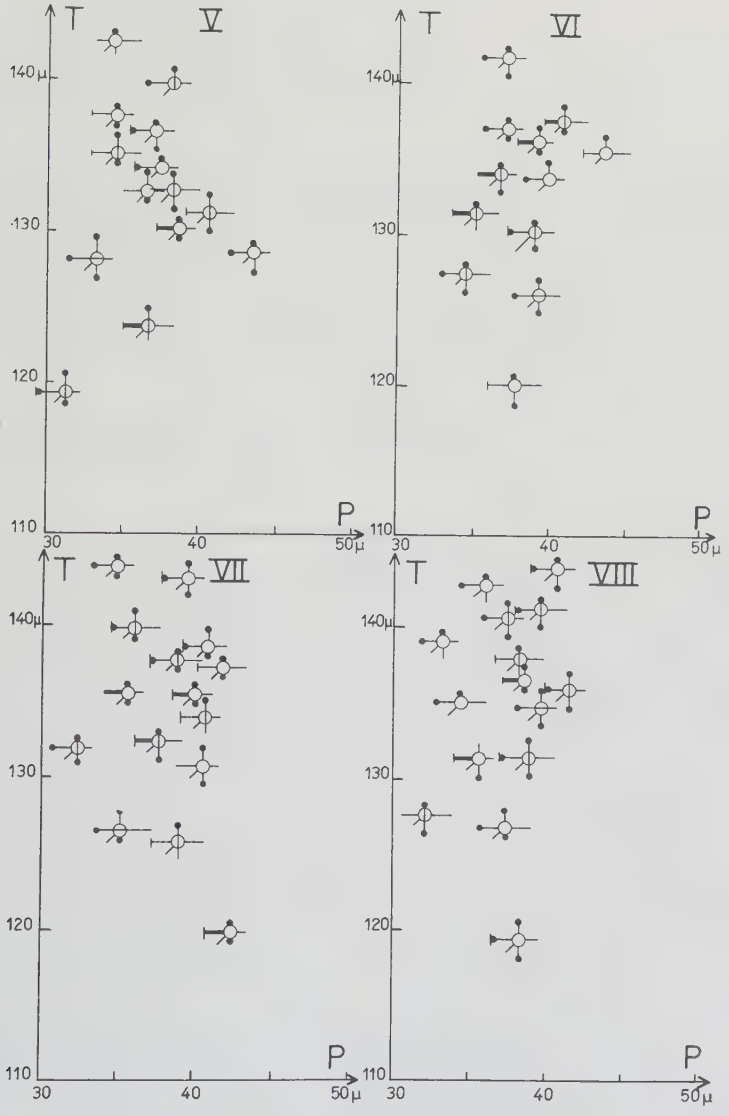


Fig. 21. — Diagrammes de dispersion symbolique des pollens d'*Abies pinsapo*. V : ensemble des grains de La Bégude; VI : Hauterives-exploitation, 32-21; VII : Hauterives-exploitation, 11-1; VIII : Hauterives-Clarey, ensemble des niveaux.

Diagramme I : 15 grains provenant du spectre des niveaux 16-15 de Mollon-rivière.

Diagramme II : 21 grains provenant du spectre des niveaux 6-1 du même gisement.

Diagramme III : 24 grains provenant du spectre des niveaux 16-14 de Mollon-ravin.

Diagramme IV : 29 grains provenant du spectre des niveaux 4-1 du même gisement.
Diagramme V : 14 grains provenant des spectres des niveaux 30-10 (spectre du diagramme plus spectres de contrôle) de La Bégude.
Diagramme VI : 12 grains provenant des spectres des niveaux 32-21 de Hauterives-exploitation.
Diagramme VII : 15 grains provenant du spectre des niveaux 11-1 du même gisement.
Diagramme VIII : 15 grains provenant des niveaux 12-5 de Hauterives-Clarey (spectre + spectres de contrôle).

Dans le niveau inférieur de Mollon-rivière les pollens désignés sous le nom d'*Abies pinsapo* correspondent à la diagnose suivante : corps du grain subsphérique ou en ellipsoïde aplati de 118 à 142 μ (moyenne de 127 μ, environ) de longueur, ballonnets peu profonds (31 à 40 μ) de volume très réduit, à attache fine, dont l'exine est du type 2 ou très rarement du type 1; calotte épaisse de 4 à 6 μ et plus, parfois amincie au centre, peu étendue, avec boursouflures et rebord inconstants, dont l'exine est du type 1.

Comparés à ceux du niveau de base, les pollens du sommet de Mollon-rivière sont très peu différents : à peine peut-on déceler une tendance vers un épaississement de la calotte pour les grains dont la taille est la plus grande.

Les pollens de la base de Mollon-ravin correspondent toujours à la même image synthétique, bien que les plus petits aient préférentiellement des ballonnets à exine du type 1, tandis que chez les grains les plus gros les ballonnets sont implantés plus ventralement.

Au sommet de Mollon-ravin, enfin, on note seulement une calotte légèrement plus épaisse sur les ballonnets les plus profonds par rapport à une moyenne toujours identique à celle des pollens de la base.

Donc, les pollens d'*A. pinsapo* sont peu variables de la base au sommet de Mollon : les dimensions moyennes demeurent les mêmes et les caractères qui semblent varier sont isolés (les deux « variations » observées à la base de Mollon-ravin tendent plutôt à souligner une légère hétérogénéité du matériel que son évolution).

Les pollens du même *taxon* provenant de La Bégude se distinguent surtout par une taille moyenne plus grande; mais les ballonnets sont le plus souvent d'un volume égal au demi-volume du corps du grain; ce dernier est souvent en ellipsoïde allongé et non plus aplati, la calotte est presque toujours concave. La différence avec les pollens de Mollon est très marquée, presque de l'ordre de celle qui sépare les pollens des différents Sapins méditerranéens actuels.

A la base de Hauterives-exploitation, le même type pollinique qu'à La Bégude se rencontre, pratiquement identique : les ballonnets les plus profonds sont les plus gros, mais cette tendance est manifeste aussi à La Bégude et seule la calotte dépasse un peu plus souvent 6 μ d'épaisseur.

Il en est de même au sommet de ce gisement, où les pollens ont des boursouflures de la calotte peut-être plus constantes.

A Hauterives-Clarey, les ballonnets de grande taille ont un rebord plus fréquent, tandis que leur calotte est moins régulièrement concave : une très légère variation se manifeste donc.

En conclusion, les pollens d'*A. pinsapo* manifestent au cours du Pliocène une variation qui semble traduire une évolution à l'échelon paraspécifique : à la base, certains caractères évoquent une ressemblance avec *A. cephalonica* Loud. actuel et, à un moindre degré, avec *A. nordmanniana* Link (taille et forme du corps du grain, volume des ballonnets) avec déjà des caractères spécifiques de l'actuel Pinsapo (concavité de la calotte en particulier); à La Bégude, le type pollinique de l'*A. pinsapo* actuel est assez exactement réalisé, tandis qu'à Hauterives le même type marque une très légère variation traduisant peut-être une évolution vers un type infra- ou paraspécifique, dont aucun équivalent actuel n'est connu.

2° *A. pectinata.*

Les pollens désignés sous ce nom dans les diagrammes sont apparemment variables, mais tous les tests de variabilité ont été négatifs. Hormis une augmentation de la taille du corps du grain très discrète et irrégulière, seules s'observent des variations fugaces de caractères isolés du type de celles rencontrées, par exemple, à Mollon pour le Pinsapo. En particulier, les boursouflures de la calotte ne sont jamais constantes et l'augmentation de taille n'est pas significative au regard des différences existant actuellement entre *A. pectinata* DC., *A. nebrodensis* Mattei et *A. numidica* De Lannoy.

La morphologie du pollen pliocène d'*A. pectinata* indique seulement que cette espèce n'était pas fixée sous sa forme actuelle et que ses affinités avec les deux autres Sapins étaient alors plus manifestes qu'aujourd'hui. Ceci implique que l'essentiel de la différenciation des trois *taxa* est récent, post-pliocène en tout cas.

Deux conclusions se dégagent de cette étude de morphologie comparée dans le temps :

a) L'évolution des Sapins méditerranéens au cours du Pliocène est sensible à travers la morphologie pollinique. Les variations de cette dernière, dégagées des influences immédiates du milieu, pourraient même constituer dans une série continue des repères stratigraphiques plus précis que l'ensemble des données de l'analyse pollinique.

b) L'histoire des Sapins méditerranéens, qui dérivent incontestablement d'une souche unique, peut être précisée :

1° le phylum qui s'est diversifié, très vraisemblablement au Pléistocène, en *A. pectinata, A. nebrodensis* et *A. numidica* est certai-

nement distinct de la souche des autres *Abies* méditerranéens depuis le Miocène;

2° *A. nordmanniana* s'est isolé peu après, vers la fin du Miocène;

3° durant le Pliocène, la souche a évolué en Europe occidentale vers le Pinsapo actuel et des formes voisines entièrement fossiles, tandis que ses caractères se sont conservés à l'Est chez *A. cephalonica.*

Ce schéma est conforme aux vues de J. Mattfeld (1925). Par ailleurs, le fait que cette histoire soit récente (relativement à celle de nombreuses espèces arborescentes) explique l'opinion de G. L. Stebbins (1949 *a*, 280), pour qui le complexe des Sapins méditerranéens ne constitue qu'une seule espèce polytypique.

D'après ces considérations historiques, les Sapins circumméditerranéens, mis à part *A. borisii-regis Mattfeld, A. equi-trojani.* Aschers et Sinten, et *A. cilicica* Carr. qui sont certainement de nature hybride (J. Mattfeld, 1930; G. L. Stebbins, 1949 *a*; B. Aytug, 1959), procéderaient de 4 phylums essentiels (1) :

— *A. pectinata, A. nebrodensis, A. numidica* (2);

— *A. nordmanniana.*

— *A. pinsapo* et *A. maroccana* Emb. et Maire (qui n'en est qu'une sous-espèce).

— *A. cephalonica.*

Il est intéressant de noter, sur le plan paléobiologique, que cette évolution morphologique a été contemporaine d'un changement dans les aptitudes écologiques de l'espèce : ses pollens sont mélangés dans les spectres de Mollon à ceux de végétaux de moyennes et basses altitudes, tandis que ses fréquences polliniques, à Hauterives, sont celles d'une espèce nettement alticole, voire alticole et xérophile au sommet de Hauterives-Clarey.

On ne peut prouver que l'évolution ait été absolument synchrone sur les deux plans, puisque, à La Bégude, la fréquence des pollens d'*A. pinsapo* « évolués » n'est jamais significative; mais inversement, leur présence à La Bégude, qui d'après l'analyse pollinique devrait correspondre à une végétation et un climat d'altitude plus proches de ceux de Mollon que de ceux d'Hauterives, tend à démontrer que l'évolution observée est bien réelle et ne correspond pas à l'intervention d'un *taxon* plus méridional.

(1) Les caractères polliniques d'*A. bornmulleriana* Matt. (B. Aytug, 1959), comparés à ceux des *Abies* fossiles connus à ce jour, ne permettent pas de préciser si cette espèce se rapproche d'*A. nordmanniana,* dont il se serait disjoint plus ou moins récemment, ou s'il faut le rapprocher d'*A. cephalonica.* La première hypothèse est palynologiquement la plus vraisemblable.

(2) Par beaucoup de caractères, *A. numidica* est généralement rapproché du Pinsapo (J. Mattfeld, 1925; H. Gaussen, 1928) plutôt que d'*A. pectinata,* mais les caractères polliniques sont en majorité sans signification, tandis que la structure de l'exine est nettement celle du Sapin pectiné et pas du tout celle du Pinsapo, ainsi que l'a d'ailleurs noté M^me^ M. Van Campo (1950, 119-120); la taille du corps du grain indique la même affinité.

On est donc amené à penser que la différenciation des sippes d'*Abies* méditerranéens au cours du Néogène est l'effet d'un stimulus lié à l'orogénèse alpine. Elle constituerait donc un aspect de l' « enrichissement en biotypes » (« biotypes depauperization ») d'Axelrod (1941, 1948, 1959) qui, déclenché par l'orogénèse du Tertiaire supérieur et les changements climatiques et topographiques concomitants, a constitué la dernière grande phase constructive de l'élaboration des *taxa* actuels.

L'histoire des trois sapins évoqués par notre matériel *(A. pinsapo, cephalonica* et *pectinata)* peut être confirmée et précisée par certaines de leurs particularités écologiques, liées à leur répartition actuelle.

En effet, le Sapin pectiné qui « prospère mal sous des climats différents, même fort peu, du climat montagnard » (R. Rol, 1937, 49), exige, s'il peut vivre à des altitudes variées (de 400 m dans les Vosges à 800 m en Lucanie, jusqu'à 1 000 m dans le Nord des Alpes et 1 800 m dans les Pyrénées), un indice d'aridité (1) inférieur à 45 et supporte mal une température moyenne annuelle supérieure à 8° (*Ibidem*, 60).

Le Pinsapo ne se trouve qu'entre 1 100 et 1 800 m (mais dans une aire plus méridionale) ; il semble s'accommoder d'un indice d'aridité plus faible (40 environ) et d'une température moyenne plus élevée (2).

Abies cephalonica, qui croît à la même latitude que le Pinsapo et plus au Sud que le Sapin pectiné, entre 800 et 1300 m (au moins dans sa forme typique) (P. E. Kontos, 1930; K. H. Reichinger, 1943), est certainement, dans l'ensemble, plus thermophile, mais, vivant sous 1 200 à 1 400 mm de pluies (Staphopoulos, 1947; E. G. Mariolopoulos et L. N. Carapiperis, 1940), il correspond certainement à un indice d'aridité supérieur à 45 (la température moyenne de la zone des *Abies* ne pouvant être supérieure à celle d'Athènes qui est de 18°).

Sur les bases des affinités polliniques et des documents pliocènes, on peut donc penser que :

a) La souche oligocène, dont l'écologie est rappelée par celle du Sapin de Céphalonie actuel, était une espèce de moyenne altitude, assez thermophile et nettement ombrophile.

b) La différenciation du phylum « *pectinata* » a été liée à la conquête des milieux montagnards qui, résultant de l'orogénèse oligocène, étaient des milieux humides, vu le climat général de l'Europe à l'Oligo-Miocène et l'intensité modérée de cette phase de surrection. L'ancêtre pliocène du Sapin pectiné était donc ombrophile et alticole.

c) L'occupation de milieux montagnards plus arides, nés du paroxysme pontien, a provoqué la différenciation du Pinsapo et, peut-être, de types fossiles,

---

(1) Indice d'aridité de E. de Martonne $I = P/T + 10$ (P et T représentant respectivement les moyennes annuelles de hauteur de pluie en mm et de température en degrés centigrades).

(2) Dans la province de Malaga, le Pinsapo pousse « donde el valor de las precipitaciones anuales es bastante superior a los 1 000 mm » (L. Ceballos et C. Vicioso, 1933, 62).

« Dans son optimum, il exige une humidité ambiante abondante et des précipitations proches de 1 000 mm » (L. Ceballos et MM. Bolanos, 1930, 229).

« Le Pinsapo est relativement xérophile, si l'on considère les associations où a l'habitude d'intervenir le genre *Abies* », « il lui correspond une période de végétation de six mois qui a une température moyenne de 20°, celle de toute l'année étant de 15° » (*Ibidem*, 96 et 97).

La preuve de cette relative xérophilie se retrouve dans le fait que « dans les parties basses des Montagnes de Tolox et Junquerra, le Pinsapo apparaît mélangé au Pin d'Alep » (L. Ceballos et C. Vicioso, 1933, 146).

comme celui dont l'existence est timidement attestée à Hauterives, qui se sont trouvés, au Tertiaire supérieur, relativement plus xérophiles que leurs congénères.

L'influence de cette origine tertiaire des *taxa* s'est atténuée au cours des vicissitudes glaciaires pléistocènes. En particulier, les biotypes les moins thermophiles d'*A. pectinata* ont été certainement favorisés (sauf peut-être à proximité de l'Atlantique, comme en Normandie), étant donné l'ombrophilie ancienne de l'espèce. En même temps est intervenue une diversification écologique et systématique.

Ces derniers détails de l'histoire des Sapins circumméditerranéens sont encore partiellement hypothétiques. On peut, cependant, en retenir que l'ensemble des données de l'étude morphologique comparée des pollens d'*Abies* du Pliocène rhodanien fournit, au moins, un témoin de l'importance pour la flore phanérogamique européenne de l' « explosion tertiaire contemporaine de la surrection des grandes montagnes » (G. L. Stebbins, 1949, 157), souvent méconnue sur notre continent, au moins par les paléobotanistes. D'autre part, il est remarquable que la différenciation des phylums se soit opérée suivant des directions Nord-Sud et non suivant une direction Est-Ouest. Ce cloisonnement ancien de l'aire de la souche périméditerranéenne est certainement lié aux paléogéographies successives. Malheureusement, les conjectures et les imprécisions sont encore trop importantes pour que l'on puisse établir des relations entre les phénomènes et les contours géographiques successifs.

II. — TSUGA

1° Tsuga europæa.

Les pollens de *Tsuga europæa* ont été étudiés ici parce qu'ils présentent dans leur ensemble une large variation de taille et peuvent atteindre des dimensions supérieures à celles du *T. canadensis* (p. 609).

La mesure du diamètre et l'étude des autres caractères (ornementation de la calotte, épaisseur de la crête) ont été faites sur 50 grains recherchés dans le matériel de la base de Mollon-rivière, du sommet de Mollon-ravin, de la base et du toit de La Bégude, de la base de Hauterives-exploitation et de Hauterives-Clarey.

Seule la taille s'est révélée significativement variable (tableau V).

Si on ne dénie pas toute signification à de tels écarts, il est, par contre, difficile de les interpréter : les pollens les plus gros sont,

Tableau V. — ***Variations du diamètre équatorial du pollen de* Tsuga europæa *(en μ).***

	Extrêmes des variations	Moyennes
Hauterives-Clarey	67-100	83
Hauterives-exploitation (base)	70-104	84
La Bégude : sommet	65-105	83
La Bégude : base	68-103	81
Mollon-ravin	67-94	74
Mollon rivière	65-92	72

en effet, localisés dans les gisements les plus récents et les plus méridionaux. Deux hypothèses sont également vraisemblables :

1° il existait au Pliocène, dans la région rhodanienne, un *Tsuga* taxonomiquement distinct du *T. europæa,* bien que très discrètement manifesté sur le plan de la morphologie pollinique;

2° placé dans des conditions exceptionnelles dans le Sud de son aire vers la deuxième moitié du Pliocène, le *T. europæa* n'a pu survivre que sous la forme d'un biotype spécial qui se distingue, sur le plan pollinique, par un plus grand diamètre du grain (1).

Quoi qu'il en soit, le *Tsuga* du Pliocène rhodanien ne se situerait pas dans l'ascendance directe du *T. canadensis* actuel. Ainsi s'expliquerait l'anomalie phylétique signalée page 610, de même que certaines particularités de fréquence dans certains spectres (p. 654).

En fait, la fragilité des données inclinerait à renoncer au détail de ces explications, pour ne retenir que l'idée d'une variabilité certaine du *Tsuga europæa* pliocène.

2° *Tsuga caroliniana.*

Au contraire de ceux de son congénère, les pollens de *T. caroliniana,* analysés de la même façon, ne trahissent aucune variation significative, si minime soit-elle.

Cette permanence, comme la restriction de l'écologie de l'espèce au début du Pliocène, semble confirmer son âge ancien déjà suggéré par les particularités morphologiques du pollen (p. 610).

Sur le plan biologique, le parallélisme entre les aptitudes bioécologiques restreintes de ce *taxon* et la fixité de son pollen est saisissant. Sa rapide disparition de notre continent comme l'étonnante localisation actuelle de ce *Tsuga* en Amérique du Nord y semblent inscrites.

A l'inverse, la variabilité du *Tsuga canadensis* et les variations de sa fréquence pollinique dans les diagrammes (p. 654) peuvent être rapprochées de sa longue survie en Europe et de son énorme extension actuelle sur le continent américain.

III. — PINUS

Lorsqu'on étudie les pollens actuels de *Pinus,* « les préparations très homogènes sont rares » (M. Van Campo, 1950, 90); cette variabilité se retrouve, amplifiée, chez les pollens fossiles.

Aussi n'est-il pas étonnant que l'important travail de collationnement vertical qui leur a été consacré, vu leur rôle dans les spectres, soit peu instructif.

(1) Ce biotype aurait été moins « conservateur » à cet égard que ne l'était son correspondant septentrional et que ne l'est encore la descendance de ce dernier *(T. canadensis).*

Si l'on excepte les *taxa* polliniques dont les affinités systématiques sont multiples ou plus ou moins imprécises *(P. mesogeensis, P. massoniana* [ou *P. densiflora*], *P. rigida, P. cf. laricio, P. peuce* [ou *P. strobus*], *P. stellwagii)*, on peut distinguer trois catégories :

— *P. canariensis* et *P. coulteri* ne présentent aucune variation; souvent quelques grains sont hésitants entre *P. canariensis* et *P. halepensis,* mais la diagnose synthétique du premier n'est guère affectée, quelle que soit l'identité qu'on leur attribue;

— *P. halepensis* et *P. pinea,* pris dans l'ensemble de Mollon et Hauterives, au toit, à la base et au milieu de La Bégude, présentent quelques variations mais qui affectent toujours des caractères isolés (concentration plus ou moins grande des tailles autour de certaines valeurs, pour les deux *taxa;* dominance du type 2 ou 3 d'exine des ballonnets et proportion des grains à boursouflures, pour le premier); ces variations sont fugaces et n'ont été retrouvées superposées ni dans des niveaux tests, ni dans les 11 niveaux équidistants de La Bégude, dans lesquels elles ont été systématiquement recherchées.

— *P. silvestris,* seul, présente des variations plus significatives, sans compter les manifestations plus ou moins nettes du Pin de montagne (p. 565).

En effet, la comparaison des idéographes provenant des 10 niveaux épars (base et sommet de Mollon-ravin, Mollon-rivière, Hauterives-exploitation, toit, mur et niveau 24 de la Bégude, niveau 12 et 11 de Hauterives-Clarey) montre une variation qui paraît d'abord représenter l'apparition d'un *taxon* particulier au sein du Pin sylvestre pliocène. La taille du corps du grain des pollens dont les ballonnets sont les plus profonds est variable : à Mollon, les grains les plus gros (de 48 à 54 μ) ont les ballonnets les plus profonds (plus de 20 μ), tandis qu'à La Bégude, et moins nettement à Hauterives, des grains de plus petite taille (de 44 à 48 μ) ont la même profondeur du ballonnet (par contre, pour les profondeurs moyennes ou faibles des ballonnets, la taille du corps du grain reste inchangée). Parallèlement, le rebord latéral de la calotte devient plus fréquent et plus net.

Si l'on resserre les niveaux de comparaison, des faits nouveaux apparaissent, difficiles à interpréter, en liaison avec les variations précédentes :

— aucune variation ne se manifeste au sein de Mollon;

— à La Bégude, par contre, l'image synthétique du *P. silvestris* varie en fonction des types de spectre (les spectres du type 3 ayant un type de pollen plus « jeune »);

— à Hauterives-exploitation, l'image des niveaux de base est rétrograde par rapport à celle de La Bégude, tandis que celle des niveaux 22-19 rappelle franchement Mollon (le « nouveau » *taxon* ne participant pas à la recrudescence rapide du Pin sylvestre);

— à Hauterives-Clarey, une variation presque continue rétablit l'image pollinique des niveaux des spectres des types 1 et 2 de La Bégude.

En fonction des indications paléoclimatiques de l'analyse pollinique, on est donc conduit à admettre que ces variations du pollen de *P. silvestris* correspondent simplement à l'existence d'un biotype palynologiquement distinct, plus xérophile, et peut-être légèrement plus thermophile que le reste de l'espèce.

L'hétérogénéité biotypique du Pin sylvestre pliocène, hautement probable d'après les données de l'analyse pollinique (p. 653), est seulement confirmée ici. Il faut noter qu'un polytypisme attendu d'après l'analyse pollinique (celui manifesté à Hauterives) n'est pas sensible sur le plan de la morphologie pollinique.

Par ailleurs, l'étude verticale des pollens du type *haploxylon* à ballonnets emboîtants apporte deux précisions :

— les deux types les plus abondants et, à ce titre, nettement individualisés, ne présentent aucune variation dans le temps;

— les grains, rares et isolés, constituent 3 ou 4 types très fixes, mais ceux-ci se manifestent par de longues intermittences variables, au contraire de la majorité des Pins dont la représentation pollinique est remarquablement continue.

Quelques précisions intéressant l'histoire des Pins se dégagent de ces résultats :

a) Le Pin sylvestre pliocène, dont le dynamisme est corrélatif d'un polytypisme déjà avancé, préfigure déjà l'espèce actuelle.

b) Les Pins méditerranéens sont presque fixés dans leur forme pollinique actuelle alors que, malgré les spectres « xériques » de La Bégude, les données de l'analyse pollinique ne révèlent pas un climat méditerranéen.

c) Les Pins du type *haploxylon,* les plus rares dans la majorité des spectres, qui occupent une place inhabituelle dans la végétation (p. 653), se comportent comme des pollinisateurs aberrants au regard de tous leurs congénères.

Inadaptés dans le monde pliocène, particulièrement du point de vue des capacités de reproduction et de concurrence, ils sont peut-être les derniers témoins des Pins qui ont connu leur optimum avant l'apparition des Angiospermes.

IV. — QUERCUS

Le taxon dénommé *Quercus mediterranea* Ung., qui est le mieux individualisé dans le genre (diamètre équatorial inférieur à 25 µ et triangle polaire égal ou inférieur à 8 µ), s'est révélé le seul Chêne digne d'être étudié (1).

(1) L'étude des pollens pliocènes qui peuvent être rapportés à un ancêtre du *Q. pubescens* n'a pas été poussée au-delà des tests de variabilité dans le temps qui étaient négatifs.

Ses variations polliniques, évidentes dès l'abord, couvrent, en effet, la faible marge des différences existant entre les *Q. ilex* et *Q. coccifera* actuels, dont l'existence au Pliocène pose, précisément, d'après les documents macroscopiques, un problème.

Tableau VI. — ***Caractères polliniques comparés de* Quercus ilex *et* Quercus coccifera *actuels.***

	E	P	t	Δ	t/E	P/E	% des grains ou endex/ectex. > 1	ø moyen des granulations les plus grosses	Epaisseur de l'exine
Q. ilex.....	23,2	24,6	6,5	2,3	0,27	1,10	70	1,5	1,8-2
Q. coccifera.....	22,5	26,5	8	1,8	0,34	1,17	45	1,2	1,8-2,2
			1	2	3	4	5	6	

Toutes les mesures sont données en μ.

D'après Saporta, en effet, des empreintes de feuilles du Plaisancien d'Eurre (Drôme) doivent être rapportées au *Q. mediterranea* Ung. qui « représente le Chêne vert miocène et tient le milieu entre les formes *ilex* L. et *coccifera* L. et peut-être est-il la tige commune des deux » (*in* F. Fontannes, 1884, 434).

Au contraire, d'après G. Depape (1922, 14-152), les deux espèces sont déjà représentées au Plaisancien sous des formes très proches de celles que nous leur connaissons aujourd'hui; P. Grangeon (1958, 86-89) partage la même opinion pour le Miocène terminal de Rochessauve.

Il s'agit donc de savoir si, effectivement, les deux espèces existaient au Pliocène ou, dans la négative, d'essayer de préciser la part de leur différenciation ou de leur disjonction imputable au Pliocène.

Pour ce faire, la méthode des lignes de forme (p. 533 et fig. 8) étant utilisée comme moyen de comparaison, une étude préalable des pollens des deux espèces actuelles est nécessaire. En effet, si les pollens ont été parfaitement décrits (M. Van Campo et H. Elhai, 1956; N. Planchais, 1962), il faut encore modeler les observations selon les exigences de la méthode utilisée. Le tableau VI recense les données susceptibles d'être utilisées sur des pollens fossiles; celles-ci résultent de la mesure de 100 grains provenant pour part égale de Montpellier (Hérault), du Luc (Var) et de Cabrières-d'Aygues (Vaucluse) pour le *Q. coccifera*, de Montpellier, de Pernes (Vaucluse) et

du Luc pour le *Q. ilex* (1). Comme les grains fossiles, ces pollens ont été mesurés quatre mois au moins après la préparation et le montage en glycérine.

La figure 8 (p. 534) a montré l'allure de la courbe de forme du pollen de *Q. coccifera* par rapport à *Q. ilex* (= Q. c./Q. i., à gauche) et de *Q. ilex* par rapport à *Q. coccifera* (= Q. i./Q. c., à droite), calculées sur la base des caractères numérotés comme dans le tableau ci-dessus.

Pour tester la variabilité des pollens de *Q. mediterranea,* les pollens des niveaux suivants ont été comparés : Mollon-rivière : 16-13; La Bégude: 37-34 ; Hauterives-exploitation : 19-16; Hauterives-Clarey : 4-1. Pour chaque ensemble de niveaux, 30 grains ont été mesurés, le nombre de grains de chaque niveau étant proportionnel à celui des pollens effectivement déterminés dans le spectre correspondant.

Si on examine les courbes de forme telles qu'elles se présentent, le niveau le plus ancien étant pris comme base (fig. 22, *A*, à gauche), on est surpris de voir apparaître deux types de courbes de forme : celles de La Bégude et Hauterives-exploitation évoquent la courbe Q. c./Q. i. (mais moins accusée), tandis que celle de Hauterives-Clarey, encore plus aplatie, rappelle celle de Q. i./Q. c. Les courbes établies sur la base du niveau le plus récent (fig. 22, *A*, à droite) ont toutes, au contraire, l'allure de la courbe Q. i./Q. c., mais c'est la courbe de Mollon-rivière, donc du niveau le plus ancien, le plus distant de la base, qui est la moins accentuée, alors que les courbes de La Bégude et Hauterives-exploitation sont semblables, celle de Hauterives étant légèrement plus aplatie.

Cette conformation des courbes montre qu'il n'existe aucune relation simple entre l'ordre dans lequel elles sont comparées et l'ensemble des caractères; nous n'assistons pas simplement à la différenciation du *Q. coccifera* à partir d'une souche dont les caractères rappellent encore à Mollon ceux du *Q. ilex.*

Il y a donc superposition d'un mouvement évolutif et de variations d'importance relative des populations, la part de chaque phénomène étant difficile à préciser.

Une évolution sympatrique des deux espèces à partir d'une souche commune, présente à Mollon, expliquerait les différences constatées entre Mollon et La Bégude, car les gisements sont séparés par un laps de temps important. Il faudrait alors admettre qu'entre La Bégude et Hauterives-exploitation, et surtout entre Hauterives-exploitation

(1) Les valeurs absolues des diamètres équatoriaux et de la longueur de l'axe polaire sont trop variables avec le montage ainsi que le montre la comparaison de mes chiffres avec ceux de M. Van Campo (1956, 255) et de N. Planchais (1962, 87) pour être retenus. Les rapports, au contraire, sont beaucoup plus fixes. L'épaisseur de l'exine et le relief des granulations paraissent peu différents. L'irrégularité plus ou moins grande de l'ornementation est difficile à préciser objectivement. Sur le tableau VI, E = moyenne des diamètres équatoriaux, P = moyenne des longueurs de l'axe polaire, t = côté du triangle polaire, Δ = différence des abscisses correspondant sur les courbes cumulatives de fréquences dimensionnelles, aux valeurs de E à 25 et 75 %. Les caractères sont numérotés dans l'ordre des points des lignes de forme.

et Hauterives-Clarey, les effets de cette différenciation — beaucoup moins importante, il est vrai, puisque jouant sur un temps beaucoup plus court — sont complètement absorbés par un effacement rapide et accéléré du *Q. coccifera*.

Beaucoup plus simplement, en harmonie avec les données paléo-

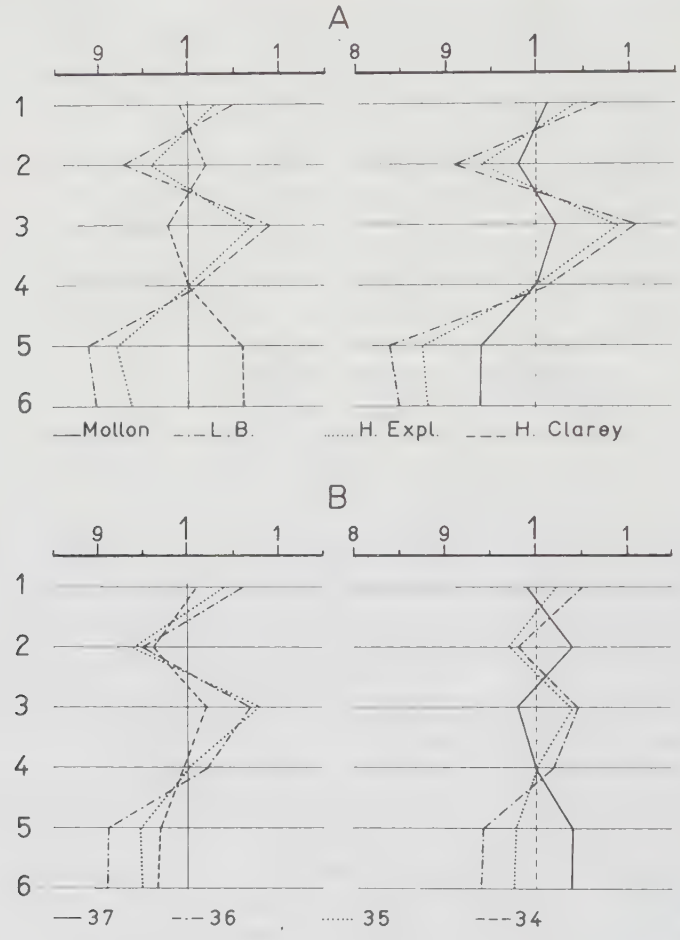


Fig. 22. — Diagrammes de dispersion symbolique des pollens d'*Abies pinsapo*. I : Mollon-rivière, 16-33; II : Mollon-rivière, 6-11; III : Mollon-ravin, 16-14; IV : Mollon-ravin, 4-1.

climatiques de l'analyse pollinique (p. 651-652), tout s'explique, si l'on admet que les deux espèces étaient différenciées et présentes dans l'aire de production pollinique de Mollon-rivière, comme dans celles de La Bégude et Hauterives-exploitation. Dans ces deux derniers gisements, le *Q. coccifera* a laissé des restes polliniques un peu plus importants, tandis qu'à Hauterives-Clarey il était plus discret encore qu'à Mollon, voire absent. Ceci n'interdit pas de penser que les deux

espèces ont pu continuer, au cours du Pliocène, une différenciation dont l'essentiel était déjà acquis au début de cette période.

Cette interprétation, beaucoup plus simple, implique seulement une thermophilie plus grande pour le *Q. coccifera* que pour son congénère. Quoi qu'il en soit, cette difficulté d'interprétation illustre bien l'impossibilité où se trouve souvent la paléontologie de distinguer entre « événements génétiques » et « événements biogéographiques » et, donc, de contribuer décisivement à éclairer l'origine des espèces (E. Mayr, 1949, 296).

Pour y remédier, j'ai essayé de comparer les lignes de forme des pollens de *Q. mediterranea* que contenaient les quatre niveaux superposés de La Bégude correspondant à des spectres différents. En multipliant le champ des recherches jusqu'à observer 30 grains dans chacun d'eux, on peut dresser ces lignes (fig. 22, *B*). Celles-ci montrent une amplitude de variation du même ordre, au moins, pour les courbes extrêmes, que celle observée entre les niveaux tests, alors que le temps écoulé (2 à 4 000 ans) ne peut permettre de penser à une évolution aussi sensible.

L'événement biogéographique est donc nettement dominant; la palynologie confirme ainsi l'opinion des paléobotanistes modernes : *Q. coccifera* et *Q. ilex* étaient bien différenciés au Pliocène (1) et le premier était déjà le plus thermophile des deux.

Cependant, il faut remarquer que les lignes de forme correspondant aux spectres des types 2 et 3 sont fort semblables : la proportion de *Q. coccifera* y était donc peu différente. Du point de vue paléoécologique, ceci semble impliquer que le Kermès pliocène n'était pas aussi étroitement lié qu'il ne l'est aujourd'hui à un édaphisme sec.

A partir d'une telle conception, on est contraint d'admettre que le rôle du *Q. ilex* pliocène dans la végétation plus ou moins xérophytique était encore plus important que ne le laissaient penser nos conclusions précédentes (p. 654), sans diminuer son rôle dans le milieu humide de la base de Hauterives-exploitation ni, surtout, dans le retour du *Q. mediterranea* au sommet de Hauterives-Clarey. La plasticité de l'Yeuse pliocène serait donc encore plus accentuée que ne l'indiquait déjà l'analyse pollinique *(Ibidem)*.

Les rapports existant entre les caractères analysés des différentes populations de pollen de *Q. mediterranea* peuvent paraître exagérés, eu égard au fait qu'ils expriment seulement des différences de proportions relatives entre les deux espèces. Ceci est certainement lié au fait que, tous les grains équivoques ayant été éliminés, les différences sont artificiellement accusées. Sur la base des résultats ainsi acquis, on peut comparer les proportions des deux espèces, mais on ne saurait en donner une estimation chiffrée.

(1) Théoriquement, on pourrait poursuivre l'analyse des variations de l'un et de l'autre Chêne en comparant les courbes de forme dans des spectres exactement semblables et aussi distants que possible. En fait, rien n'autorise à penser que de tels spectres correspondraient exactement à la même proportion des deux Chênes.

V. — *LIQUIDAMBAR*

L'étude des pollens de *Liquidambar* se réfère naturellement à l'important travail de Mme L. A. Kuprianova qui a récemment (1960) retracé l'histoire de ce genre sur la base de la révision d'un abondant matériel micropaléontologique.

Pour cet auteur, les *Liquidambar* existent depuis le Crétacé supérieur et sont issus d'une souche, dont les *Altingia* actuels sont encore très proches. Au début du Tertiaire, on peut distinguer 2 phylums : l'un, associé à la flore tempérée de l'Angaride, est caractérisé par des pores ovales et une exine relativement mince, microréticulée; l'autre, faisant partie de la flore subtropicale de la Thétys, est palynologiquement plus proche des *Altingia* avec des pores ronds et une exine plus épaisse, macroréticulée.

Le premier phylum est représenté au Paléogène par *L. angaridæ* Kupr. (12-15 pores elliptiques de 8-9 × 3-4 µ à marge peu visible et non fissurée, exine épaisse de 1,5-1,7 µ, lumières du réticule de 0,5 µ), auquel a fait suite, vers le milieu de l'Oligocène et plus au Nord, *L. turgaica* Kupr. (15-17 pores allongés de 8 × 5 µ à marge mince et fissurée, exine de 1,7 µ, lumières du réticule atteignant 1 µ).

La souche de *L. orientalis* Mill., dont on connaît une suite continue d'ancêtres depuis l'Oligocène inférieur, s'en serait détachée (*Ibidem*, 78 et fig. 3) au Crétacé supérieur. Devenant plus méridionale, tout en demeurant « dans la végétation subtropicale », elle aurait donné la forme connue de l'Oligocène inférieur du Kazakstan occidental (1).

Parallèlement, autour de la Mesogée, le second phylum est représenté, dans le Paléocène du Kazakstan méridional et dans l'Eocène du Turkmenistan méridional, par *L. thetidæ* Kupr. (12-15 pores ronds de 6,8 µ de diamètre à bords peu nets, exine épaisse de 2-2,5 µ, lumières de 1-1,7 µ).

Le *L. formosana* Foss. Chang connu de l'Oligocène du Sud de la Chine se situe dans sa descendance et assure la liaison avec le *L. formosana* Hance actuel (fig. 23). Par ailleurs, toujours d'après Mme L. A. Kuprianova, la grande ressemblance du *L. macrophylla* Œrst. avec le *L. thetidæ* permet d'attribuer une origine très ancienne à l'espèce de l'Amérique centrale.

La lignée du *L. styraciflua* L., enfin, est connue depuis le Miocène inférieur sous des formes polliniques de même type que l'espèce actuelle, mais qui en diffèrent cependant (8-10 pores ronds de 3,6-6 µ de diamètre, exine de 1,8-2,5 µ d'épaisseur). Cet ancêtre se serait

(1) Ce *L. orientalis* oligocène est effectivement plus méridional que le *L. turgaica*, mais Mme L. A. Kuprianova n'indique pas les différences qui l'en distinguent. D'après Chang (1958, 219-220), il aurait, semble-t-il, 10-12 pores elliptiques de 7-8 × 3-4 µ, le reste de la diagnose n'ayant été publié qu'en chinois, je n'ai pu en prendre connaissance.

répandu vers le Nord, au cours du Miocène terminal, aux dépens du *L. turgaica*, cette tendance à gagner les hautes latitudes et les climats tempérés ayant été encore plus marquée chez son prédécesseur oligocène — encore inconnu — qui serait à rattacher directement au *L. thetidæ*.

L'évolution du phylum de *L. styraciflua* serait donc, comme celle du phylum de *L. turgaica*, marquée essentiellement par une augmen-

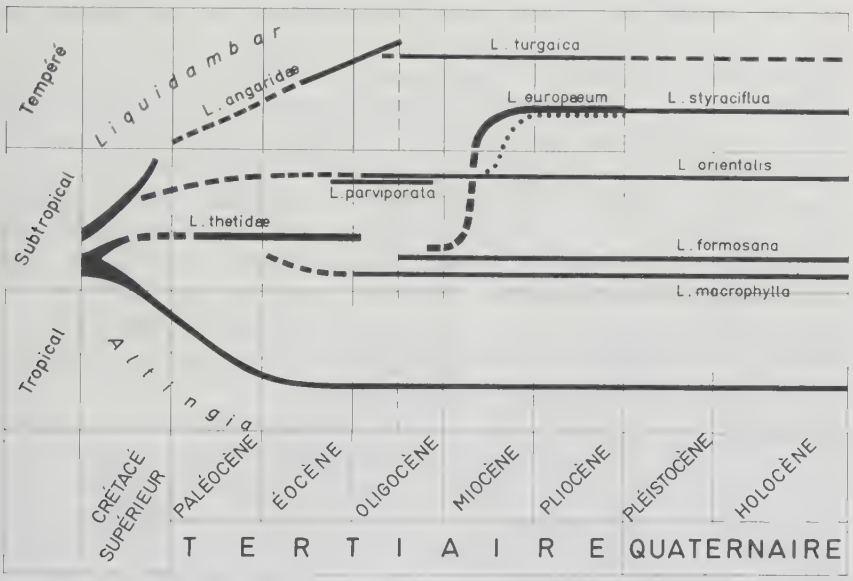


FIG. 23. — Schéma du développement du genre *Liquidambar* (d'après L. A. KUPRIANOVA, 1960, fig. 3, 85) : la position du *L. parviporata* est corrigée d'après les propres indications de la carte de KUPRIANOVA (*Id.*, fig. 1), les différences entre *L. europæum* et *L. styraciflua* sont marquées ainsi que l'existence vraisemblable d'hybrides néogènes entre *L. europæum* et les ancêtres de *L. orientalis*.

tation de taille des pores en même temps que par une dérive vers le Nord et les climats tempérés.

Quelles sont, d'après ces schémas historiques, la place et la signification des variations des *Liquidambar* représentés dans le Pliocène rhodanien ?

Les pollens désignés sous le nom de *L. europæum* ne présentent aucune variation sensible. Cependant, le diamètre des pores ronds est nettement inférieur à celui observé chez le *L. styraciflua* actuel (5,5-6,8 μ au lieu de 6,8-10 μ) et l'exine est plus mince (1,6 μ au lieu de 1,7-2,5 μ). Ce *Liquidambar* du Pliocène rhodanien était donc palynologiquement plus proche du *L. thetidæ* que du *L. styraciflua*. Rien ne permet donc d'affirmer que le *Liquidambar* pliocène européen se situe dans la lignée directe des *Liquidambar* qui ont donné le *L. styraciflua* américain actuel. Le nom qui leur a été donné reçoit donc une première justification.

Par contre, un premier regard sur l'ensemble des grains à pores ovales permet de relever des variations dans la forme et les bords des pores (5-6,5 × 4-5,4 µ) qui peuvent être irréguliers et même frangés, et dans l'ornementation de l'exine plus ou moins grossière ou nettement réticulée (lumières de 0,5 à 1 µ), l'épaisseur de l'exine restant toujours fixe (2 µ environ) (1).

En fait, l'étude de la variation verticale n'est pas nécessaire, car on voit tout de suite que ces irrégularités ne sont réunies que sur un petit nombre de pollens dont la distribution est très discontinue (5 niveaux de Mollon, 3 niveaux de La Bégude, le seul niveau 15 de Hauterives-exploitation, mais avec 3 grains).

Malgré une ressemblance en ce qui concerne le caractère le plus évident (la forme du pore), il s'agit d'une espèce différente du *L. orientalis*.

Ces fausses variations étant éliminées, le pollen de *L. orientalis* répond exactement à la diagnose donnée et se place naturellement dans la lignée de l'espèce actuelle, telle qu'elle est dessinée par Mme L. A. Kuprianova.

Les pollens accumulant ces variations étant intermédiaires entre ceux de *L. orientalis* et *L. europæum*, le problème se pose de préciser la nature du *taxon* qu'ils représentent.

Kuprianova (*l. c.*, 80) a signalé de l'Oligocène moyen de plusieurs régions de l'U. R. S. S. des pollens intermédiaires entre ceux de ces deux espèces. Ces grains ayant « une exine fine avec des pores allongés à bords irréguliers et de nombreuses craquelures indistinctes », cet auteur les attribue à son *L. turgaica*, qui aurait été répandu, à la fin de l'Oligocène et durant le Miocène, sur toute l'Europe, « son aire s'étendant jusqu'à 63° de latitude Nord » *(Ibid.)*, et suggère que cette espèce « doit être confondue avec le *L. europæa* R. Br. (2) décrit sur la base d'impressions foliaires » (82).

Cette interprétation appelle deux remarques : les grains intermédiaires du Pliocène rhodanien ne sont pas du *L. turgaica*, car leurs pores sont trop petits et leur exine est trop épaisse. Par ailleurs, le *L. europæum* A. Br. n'est bien connu que du Sud-Ouest eurasiatique (Miopliocène de France, Pliocène d'Espagne et d'Italie : G. Depape, 1951, 91), tandis que le pollen de *L. turgaica* n'est indiqué par Mme L. A. Kuprianova que dans une région nettement plus septentrionale (*l. c.*, fig. 2, p. 82) (3).

Pour ces raisons, j'ai donné au *Liquidambar* de la lignée du *L. styraciflua* le nom de *L. europæum* qui situe sa distribution et

(1) Je n'ai pas retenu les variations de l'ornementation de la membrane porale, car les diamètres des granules d'ectexine n'étant pas mesurables, on ne peut pas définir de catégories objectives.

(2) Il s'agit sûrement du *L. europæum* A. Br.

(3) Le *Liquidambar* signalé par P. Ingwersen (1954) dans les lignites néogènes du Jutland étant peut-être le plus méridional.

marque les différences avec son correspondant actuel, dont on ne connaît aucun reste sur le continent européen (1).

Il est bien évident qu'une grande partie du matériel foliaire désigné sous le nom de *L. europæum* A. Br. doit s'appliquer à l'ancêtre pliocène du *L. orientalis* Mill. : le polymorphisme foliaire, très général dans le genre (L. Laurent, 1919; G. Depape, 1951), ayant interdit toute détermination précise (seuls les fruits de Reuver ont été reconnus comme appartenant à *L. orientalis*).

Ne pouvant correspondre à *L. turgaica*, plus septentrional, mes grains intermédiaires représentent peut-être une espèce nouvelle, mais beaucoup plus vraisemblablement, à cause surtout de leur morphologie variable et de leur présence très irrégulière, il faut y voir les témoins d'hybridations entre *L. europæum* et *L. orientalis*.

Leur présence à Hauterives, où *L. europæum* n'a pas été trouvé, semble indiquer que des formes hybrides étaient capables de se perpétuer assez longtemps (2).

Quoi qu'il en soit, l'étude détaillée des pollens de *Liquidambar* de la région rhodanienne vient confirmer dans son essentiel le schéma de L. A. Kuprianova (fig. 23).

Rappelons que, en rapportant les feuilles de Théziers et de Saint-Marcel-d'Ardèche au *L. europæum*, G. Depape répétait à propos de ce dernier : « il vient combler le vide qui sépare aujourd'hui les espèces vivantes; c'est le type d'où sont sorties par différenciation, et surtout par adaptation, toutes les formes élevées au rang d'espèces » (*in* L. Laurent, 1919, 26).

Comme il a été dit, le polymorphisme foliaire du *Liquidambar* explique la conception des macropaléontologistes contre laquelle allait, cependant, la présence de fruits de *L. orientalis* dans le Pliocène de Reuver (E. M. Reid, *in* L. Laurent et P. Marty, 1923) et l'existence d'un *Liquidambar* affine du *L. styraciflua* dans le Miocène chinois (R. Chaney et Hsen-Hsu, 1940).

En conclusion, l'étude des pollens de *Liquidambar* du Pliocène rhodanien confirme que les formes actuelles ne sont pas le résultat d'un isolement récent consécutif au morcellement de l'aire d'un type synthétique. Elles représentent l'aboutissement de plusieurs phylums que l'on peut suivre, plus ou moins exactement, à travers la succession des espèces fossiles, et dont l'histoire est liée à leur répartition paléoclimatique.

(1) La carte de la figure 2 de L. A. Kuprianova montre d'ailleurs le net décalage de latitude des aires de *L. europæum* (*L. styraciflua* fossile pour L. A. Kuprianova) et de *L. turgaica*.

(2) Ceci permettrait d'expliquer, par une ancienne introgression entre le *L. styraciflua* de l'Oligocène américain et son contemporain *L. parviporata* (forme à pores elliptiques dont les affinités sont difficiles à préciser, mais qui, durant une courte période du Paléogène, a eu une extension mondiale : L. A. Kuprianova, I, c., 77-78), les formes de pollen du *L. stryraciflua* qui, dans le New-Jersey, ressemblent, avec des pores allongés, au pollen de l'espèce d'Asie Mineure. La superposition du *L. styraciflua* et du *L. parviporata* dans les lignites oligocènes du Vermont (L. A. Kuprianova, *l. c.*, 85-86, d'après Traverse, 1955) étaye cette hypothèse.

VI. — FAGUS

Les difficultés de détermination du matériel pollinique appartenant au Hêtre pliocène rhodanien proviennent du fait qu'il s'y manifeste, entre les formes extrêmes, des différences presque aussi importantes que celles qui séparent son type moyen, dont le correspondant actuel le plus proche est *F. orientalis* Lipsky (p. 579), du *Fagus silvatica* L. actuel.

C'est donc surtout pour éviter de confondre deux espèces, en même temps que pour préciser la diagnose, qu'ont été étudiés en détail et comparés 30 grains provenant de Mollon (base de Mollon-rivière et toit de Mollon-ravin), de l'ensemble de La Bégude et de l'ensemble de Hauterives. Cette étude a porté sur cinq caractères ayant actuellement une valeur diagnostique au sein du genre et qui étaient a priori les plus variables dans notre matériel fossile :

a) constitution de l'exine (homogène, nettement dédoublée, constitution douteuse);

b) présentation de l'épaississement marginal (interne ou protubérant);

c) diamètre équatorial (en vue polaire);

d) indice polaire;

e) aspect de la silhouette équatoriale (arrondie, triangulaire, hésitante).

De cette étude, il ressort que :

1° Les variations du contour équatorial (presque toujours arrondi) et de t/E (compris entre 0,4 et 0,6 μ) sont sans signification, car identiques dans tous les gisements.

2° Les diamètres varient de la façon suivante :

— Hauterives : de 28 à 39,5 μ; moyenne = 35,4 μ;
— La Bégude : de 30 à 37,2 μ; moyenne = 33,8 μ;
— Mollon : de 30 à 36,5 μ; moyenne = 34,4 μ.

3° L'exine est homogène chez 60 % des grains de Mollon et Hauterives, et 80 % des grains de La Bégude; l'épaississement marginal est protubérant chez 40 % des grains de Hauterives, 50 % des grains de Mollon et 60 % des grains de La Bégude; cependant, *ces deux caractères ne montrent aucune liaison.*

On peut donc conclure :

1° Il serait vain de chercher, même sur une base stratigraphique plus large, à différencier deux espèces dans cet ensemble, puisque chaque variation de caractère est indépendante.

2° A La Bégude, la population des pollens de *Fagus* est relativement plus homogène que dans les deux autres gisements et plus éloignée de l'actuel *F. silvatica.*

Il en découle seulement que, le type moyen ayant son correspondant actuel le plus proche en *F. orientalis* Lipsky, il se manifeste, surtout à Mollon et Hauterives et beaucoup moins à La Bégude, soit un biotype particulier de *F. orientalis*, soit un ancêtre assez immédiat de *F. silvatica* L., l'un ou l'autre étant très proche cependant de l'actuel Hêtre caucasien.

Deux publications récentes ont donné à cette conclusion un relief imprévu.

Dans son étude des Hêtres appartenant à des îlots isolés de Hêtraie du Sud-Est de la France [Sainte-Baume, Bédouin (Vaucluse), et Valbonne], I. Dumitriu-Tataranu (1959) a montré, par l'étude des feuilles, de l'involucre du fruit et des fleurs staminées, qu'il s'agissait de formes intermédiaires entre le *F. silvatica*, qui occupe actuellement une grande partie de l'Europe occidentale, et le *F. orientalis* qui occupe la Crimée du Sud, le Caucase, le Nord de la Turquie d'Asie avec une enclave au Nord de la Syrie, puis s'étend vers l'Ouest en Roumanie, Bulgarie, Turquie d'Europe et Grèce.

Plus récemment, le même caractère intermédiaire a été mis en évidence chez le Hêtre de La Massane (Pyrénées-Orientales) (R. Dajoz, 1961).

Par ailleurs, G. Depape a montré (1922, 144) que le *F. orientalis* était le correspondant le plus proche du *F. pliocenica* de la vallée du Rhône.

Ultérieurement, il a été établi que le Hêtre pliocène du Caucase correspondait à la même espèce et que c'est à une forme ancestrale du *F. orientalis* que doivent être rapportés les Hêtres connus du Tertiaire terminal, depuis le Caucase jusqu'à l'Espagne (Barcelone et Cerdagne), en passant par la Tchécoslovaquie et l'Italie (H. Czeczott, 1932).

Le Hêtre du Sud-Est de la France étant un vestige du Hêtre pliocène, comme le sont certaines formes de transition de la Crimée (1), Dumitriu-Tataranu parvient à la conclusion suivante : « L'évolutions vers des conditions climatiques plus rudes précédant la période glaciaire, et la rigueur de cette même période, ont déterminé le morcellement de l'aire du Hêtre qui a été repoussé généralement vers le Sud. Les nouvelles conditions climatiques, totalement différentes de ce qu'était le climat subtropical tertiaire, n'ont été supportées que par une partie très restreinte des caractères et des propriétés du Hêtre du Pliocène. Ces caractères et ces propriétés se sont retrouvés chez les descendants directs, tandis que les autres caractères sont devenus récessifs ou bien se sont modifiés en s'adaptant aux nouvelles conditions d'existence, en fonction de leur importance vitale. Des formes de plus en plus nombreuses sont apparues ainsi, tendant vers un biotype climacique, représenté par le Hêtre commun actuel » (*l. c.*, 210-211).

Les mêmes conclusions ont été reprises par R. Dajoz (1960) : « Au

(1) Qui comportent *aussi* des formes hybrides actuelles (E. V. Wulff, 1936, 359).

début de la période glaciaire, la rigueur du climat a provoqué le morcellement de l'aire du Hêtre qui a été repoussé vers le Sud dans un certain nombre de stations refuges. Wulff (*l. c.*, 1939) admet qu'un processus s'est alors déclenché, entraînant la transformation de *Fagus orientalis* en *Fagus silvatica;* ce processus aurait tout d'abord commencé dans l'Europe occidentale sous l'influence du climat océanique, puis se serait déplacé peu à peu vers l'Est, entraînant une lente diminution — qui continue encore de nos jours — de l'aire du Hêtre caucasien. Les témoins actuels de cette transformation seraient les formes connues sous le nom de *Fagus taurica* ou Hêtre de Crimée. Dans les régions où ils subsistent, ces témoins ont pu se conserver grâce aux conditions climatiques locales favorables. L'hypothèse de Wulff, qui écrivait en 1939 *(l. c.)* : « si mon opinion sur « l'origine du Hêtre européen est exacte, on doit découvrir des stations « reliques de *Fagus orientalis* ou de ses formes de transition vers « *Fagus silvatica* en Europe occidentale », est ainsi confirmée par la découverte de ces stations reliques dans le midi de la France (1) (*l. c.*, 699-700).

Afin de pouvoir préciser comment mon matériel pliocène s'intègre dans ce schéma historique, j'ai étudié les caractères déjà utilisés pour le pollen fossile sur 100 grains de Hêtre (montés en glycérine depuis quatre mois) provenant des localités suivantes : Villeneuve (près du Chastel-Nouvel, Lozère), Laroche-Guyon (S.-O.) (*duplicata* Herbier Lesourd *in* Herbier Général Montpellier), Valbonne (Gard), Sainte-Baume (Var), Bastellica (Corse, Herbier Guillon *in* Herbier Général Montpellier); enfin, de *F. orientalis* provenant du Caucase (Abchasie, Soukrhoum-Kald, alt. 800 m, Herbier Woronow *in* Herbier Général de Montpellier). Le tableau VII résume les résultats de cette étude.

Bien que le diamètre équatorial du *Fagus orientalis* soit plus proche de celui du *F. silvatica* que ne l'est celui des Hêtres actuels du Sud-Est de la France, ces derniers présentent un ensemble de caractères morphologiques intermédiaires entre ceux du *Fagus silvatica* et du *Fagus orientalis* : les observations de Dumitriu-Tataranu ont donc un fondement sur le plan palynologique (2).

Cependant, si on réexamine les pollens fossiles du Pliocène rhodanien, il apparaît nettement qu'ils présentaient déjà, quoique s'éloignant moins du *F. orientalis*, le même caractère intermédiaire. Ce parallélisme tend à confirmer l'existence, déjà soupçonnée (p. 679), d'un ancêtre pliocène du *F. silvatica*, sous une forme encore peu différenciée du *F. orientalis*.

Donc, bien avant le refroidissement proprement pléistocène — vraisemblablement du fait de l'apparition de milieux nouveaux liés

(1) Wulff, *in* R. Dajoz : « *Sovietskaia Botanica*, 3, 1939, p. 77-82 ».

(2) Ce caractère intermédiaire n'est peut-être pas sans relation avec la « production pollinique déficitaire » constatée récemment pour le Hêtre de la Sainte-Baume (J. Heim, 1962, 101) et qui ne serait pas alors seulement imputable au caractère relictuel de la forêt.

à l'orogénèse alpine, déjà évoquée à propos des Sapins —, un Hêtre, non inféodé au « climat subtropical tertiaire » était apparu très tôt dans le Pliocène. La détérioration climatique quaternaire l'a effectivement favorisé et diversifié pour en faire notre *Fagus silvatica*, mais elle n'a pas « repoussé vers le Sud » (Dumitriu-Tataranu, *l. c.* et Dajoz, *l. c.*) le Hêtre pliocène; celui-ci a été seulement éliminé de

Tableau VII. — ***Caractères polliniques comparés du* Fagus silvatica** (Villeneuve et Laroche-Guyon), ***du Hêtre du S.-E. de la France*** (Valbonne et Sainte-Baume) ***et de la Corse, et du* Fagus orientalis** (Caucase).

	% des grains dont l'exine est homogène	% des grains à épaississement marginal protubérant	E (en μ) maximum, moyenne, minimum	t/E	% des silhouettes équatoriales triangulaires
Villeneuve.	2	4	45,7 43,5 36,5	0,36-0,56	0
Laroche-Guyon*.	7	3	48,7 45,6 38,5	0,40-0,58	1
Valbonne.	23	22	41,5 37,1 32,2	0,40-0,55	2
Sainte-Baume.	44	31	38,5 35,4 32,8	0,46-0,66	2
Corse.	18	21	40,6 36,8 34,3	0,42-0,58	4
Caucase.	52	67	46,6 38,3 35,2	0,40-0,55	10

* Pollens montés en glycérine depuis plus d'un an.

la plus grande partie de son aire pour ne se conserver, sous une forme déguisée, que dans les rares points où il a été récemment retrouvé, et où il est en place depuis le Tertiaire.

L'importance de cette conception nouvelle de la nature et de l'histoire du Hêtre, qui forme les îlots du Sud-Est de la France, est évidente. En effet, leur existence est incompatible, à des degrés divers avec le milieu général du pays, si l'on en juge sur la base des exigences du *F. silvatica* sur l'ensemble de son aire (H. Perrin, 1931). Certes, on a invoqué des conditions microclimatiques spéciales ou

des phénomènes d'inversion climatique. Ces explications peuvent contenir une part de vérité (R. Molinier, 1959 et nombreuses publications antérieures), mais elles ne sauraient convenir pour le Hêtre de la Valbonne qui « débute vers 75 m d'altitude », « ne se trouve pas aux expositions Nord seulement » (A. Flaugère *et al.*, 1931, 141) et croît « en zone climatique de l'Olivier » « dans l'axe du grand courant extrêmement sec et violent qu'est le Mistral », alors que « les brouillards y sont excessivement rares, la luminosité considérable » (*Id.*, p. 113-114) .

Pour pallier les insuffisances des explications écologiques, on a eu recours à une explication faisant appel au passé récent en disant que les hêtraies isolées sont des « reliques glaciaires » conservées grâce à une protection spéciale au cours de la période récente (R. Molinier, *l. c.*). Il est vrai que *F. silvatica* et son cortège ont pu effectivement descendre aussi bas en latitude à l'optimum du froid pléistocène, donc lors d'un stade würmien relativement récent (E. Bonifay, 1962). Mais, avec l'appui des données paléontologiques, on peut ajouter que ce Hêtre y a rencontré des vestiges de son ancêtre (ou proche parent) pliocène et a pu recueillir une partie des « caractères et propriétés » de ce dernier qui, si l'on en juge par son correspondant actuel, était nettement moins océanique et plus thermophile que lui (1). La survie de ce nouveau « *F. silvatica* » — à la fois relique glaciaire et relique tertiaire — avec l'installation des conditions méditerranéennes devient alors plus aisément explicable (2).

(1) A cet égard, plutôt que d'établir une comparaison, toujours difficile, des conditions climatiques moyennes de l'aire de l'une et l'autre espèce, il suffit de noter que dans la péninsule balkanique *F. orientalis* s'étend de 10 à 1 400 m, alors que *F. silvatica* croît entre 700 et 2 060 m. « The occurrence of the oriental beech at such a low altitude is of special importance, for it testifies to the difference in the ecological properties of the two beeches and can serve, as well as taxonomic features, to distinguish *F. orientalis* from *F. silvatica* » (H. Czeczott, 1932, 6). Ainsi que Ed. Rubel (1914) l'avait déjà signalé, le Hêtre oriental correspond à un groupement différent de celui du Hêtre commun; les éléments les plus caractéristiques en sont des espèces reliques — à aire actuelle souvent disjointe — dont de nombreuses traces sont connues du Miocène terminal et surtout du Pliocène de l'Europe centrale et méridionale (*Prunus laurocerasus, Rhododendron ponticum, Pterocarya caucasica, Zelkowa crenata, Pyracantha coccinea,* etc.).

(2) Cette explication vient à l'appui de l'opinion du forestier de la Valbonne : « nous n'acceptons pas la théorie de la relique glaciaire, pas plus d'ailleurs que les explications insuffisantes données par les mots d'inversion ou autres » (Flaugère, 1931, 158). On pourrait objecter que si le cortège glaciaire du *F. silvatica* a laissé des traces encore visibles, il n'en est pas de même de celui du Hêtre tertiaire. En fait, le cortège habituel du *F. silvatica* est très réduit (R. Molinier, *l. c.*) et son hétérogénéité dans les divers îlots prouve la précarité de sa survie (A. Pons, 1952). D'autre part, le Hêtre pliocène n'était peut-être pas le seul à avoir survécu aux oscillations climatiques qui ont précédé sa rencontre avec *F. silvatica,* mais seul, grâce à une parenté avec le plus important des nouveaux venus, il a pu, par une introgression facile, laisser un témoignage avant de disparaître. Il n'est d'ailleurs pas prouvé qu'un commensal du Hêtre pliocène ne se cache dans les hêtraies méditerranéennes : Ed. Rubel (*l. c.*, 42) n'a-t-il pas noté à propos des hêtraies du Caucase : « This *Fagetum asiaticæ laurocerasosum* is very intimately related to the *Fagetum silvaticæ aquifoliosum* of the subalpine belt in Corsica, where under very similar ecological conditions the beech forest is richly interspersed with *Ilex aquifolium* L., a species of the laurel type which also occurs here but sparsely among the abundant *Prunus laurocerasus* L. »

⁂

En résumé, cette étude de morphologie comparée verticale apporte quelques résultats intéressants sur le plan historique et biologique :

1° Les pollens du genre *Abies* attestent une évolution sur place de la souche des Sapins méditerranéens, en rapport avec l'apparition de milieux nouveaux.

2° Au sein des *Tsuga* et *Pinus* se dessine simplement un certain parallélisme entre le biotypisme pliocène et l'histoire ultérieure des *taxa.*

3° Il est impossible de préciser le mécanisme de la disjonction des Chênes méditerranéens les plus typiques, déjà morphologiquement individualisés au Pliocène, alors que leur tempérament écologique actuel ne semble pas encore acquis.

4° Les pollens de *Liquidambar* permettent de confirmer un schéma évolutif qui accorde la primauté à des influences paléoclimatiques anciennes, plutôt qu'à des vicissitudes récentes.

5° L'étude des pollens de Hêtre, enfin, traduit une différenciation déjà en partie accomplie, discrète, mais riche de potentialités à la veille des bouleversements pléistocènes.

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS

Au terme de cet exposé, il est nécessaire, avant de conclure, de faire une synthèse ordonnant les principaux résultats obtenus, déjà résumés à la fin de chaque chapitre (p. 632, 651, 683).

Au début du Pliocène, très peu de temps après l'invasion par la mer de la ria rhodanienne, la cuvette bressane est occupée par une vaste nappe d'eau peu profonde entourée de hautes montagnes récemment soulevées. A Mollon, sur les bords sud-est de ce lac, l'ensemble de la flore pollinique (qui correspond bien à un âge pliocène ancien) traduit un milieu localement chaud, humide et uniforme, assez comparable à celui des Canaries actuelles (1), mais reflète aussi (pollens anémophiles représentant un certain nombre d'alticoles) l'existence proche de milieux montagnards accusés. Les données quantitatives d'ensemble de l'analyse pollinique confirment ce tableau du climat et de la végétation. En même temps, l'équivalence des diagrammes avec ceux du Sustérien hollandais (compte tenu des particularités liées à la latitude et surtout à la plus grande proximité de hautes montagnes) confirme l'âge pliocène déjà indiqué par la simple étude floristique.

Pendant le laps de temps que représentent les deux gisements superposés de Mollon-rivière et Mollon-ravin — de l'ordre de la centaine de milliers d'années —, les disparitions, plus ou moins échelonnées d'éléments miocènes (*Tricolporopollenites megaexactus* (Cyrillacées), *Liriodendron, Magnolia),* constituent les seuls événements floristiques, auxquels ne correspond d'ailleurs aucun changement d'ensemble des spectres.

Cependant, des fluctuations dans les apports polliniques, conditionnées par des facteurs physiques ou topographiques, rendent compte de la structure étagée de la végétation et, à travers elle, en fonction des données de l'étude de détail de leur morphologie pollinique, des particularités écologiques de quelques végétaux :

— *Abies cf. pinsapo,* représenté tout au long de la série par une souche archaïque encore proche d'*A. cephalonica,* se comporte comme une espèce de moyenne altitude.

— Pendant le même temps, le domaine écologique de *Tsuga cf. caroliniana,* nettement différencié de *T. europæa* (ancêtre de *T. canadensis*), semble se restreindre.

— *Pinus silvestris* révèle une certaine ubiquité sans que palynologiquement un polytypisme net soit sensible.

(1) Moyennant les restrictions imposées par la remarque de la note de la page 654.

— Les variations de fréquence des pollens des différents *Pinus* type *haploxylon,* morphologiquement très fixés, reflètent que ces Pins occupent une place très particulière dans la végétation, par rapport aux autres Pins.

— Parmi les pollens de *Fagus,* dont la fréquence demeure très constante, au type moyen proche du *F. orientalis* s'ajoute une forme plus ou moins individualisée qui rappelle *F. silvatica.*

En dehors de ces vicissitudes, et sans qu'une détérioration du climat soit en cause, le pourcentage de *Planera aquatica,* parmi les Ulmacées, la proportion de *Carya cf. aquatica,* celle de *Quercus mediterranea* (ou plutôt de *Q. ilex* et de *Q. coccifera,* déjà différenciés) paraissent s'amenuiser inéluctablement.

Situé à 200 km plus au Sud, le gisement de La Bégude représente une phase ultime du comblement marin sur des marécages littoraux temporaires situés à l'arrivée de rivières dans la ria rhodanienne pliocène. La sédimentologie montre que le dépôt de sédiments voisins et de même âge (Fournès) est rythmé par des oscillations climatiques, intéressant à la fois température et précipitations, dont la période est de 2,5 à 4 millénaires.

La flore pollinique, beaucoup moins riche, traduit seulement, par rapport à celle de Mollon, une différence d'âge incertaine (pas d'éléments miocènes) et les particularités physiographiques d'une aire de production d'où les hautes montagnes sont presque exclues.

Les données quantitatives d'ensemble de l'analyse pollinique révèlent l'existence d'une fraction xérophile (et, à un moindre degré, thermophile) dans une végétation moins fermée que celle de Mollon. Du fait de ces particularités et de la latitude du gisement, il est impossible de situer exactement la séquence analysée dans le cadre du découpage biostratigraphique proposé pour la basse vallée du Rhin : un âge Brunssumien est aussi probable qu'un âge Reuvérien.

Au long de la série, trois types de spectres se retrouvent plus ou moins périodiquement et semblent marquer les phases les plus caractéristiques des oscillations climatiques : au milieu, une légère oscillation, froide peut-être, se détache. Les variations des spectres confirment nettement l'existence d'une végétation plus ou moins xérique aux abords du lieu de dépôt.

Dans toute la série, la fréquence d'*Abies pinsapo,* qui réalise assez exactement le type pollinique du Pinsapo actuel, demeure insignifiante; mieux que l'évolution de la flore ou que les changements de la végétation, l'évolution morphologique du pollen d'*Abies* exprime la longueur de l'espace de temps qui sépare Mollon de La Bégude et justifie au moins les 2 à 5 millions d'années avancés sur la base des données géologiques.

La spécialisation écologique de *Tsuga caroliniana* semble plus arrêtée encore qu'à Mollon, en même temps que *T. europæa* fait montre d'une variabilité qui n'est peut-être pas sans rapport avec son importance inattendue dans certains spectres.

Chez *Pinus silvestris*, l'hétérogénéité biotypique, impliquée déjà par son ubiquité à Mollon, se manifeste sur le plan de la morphologie pollinique.

La proportion du *Quercus mediterranea*, comme celle du *Carya cf. aquatica*, retrouve des valeurs supérieures à celles de Mollon.

Enfin, les pollens de *Fagus*, qui s'écartent beaucoup moins qu'à Mollon du type moyen, sont également fréquents dans tous les types de spectre mais jamais aussi abondants que dans cette dernière localité; de plus, ils sont pratiquement absents au cours de l'oscillation « froide ».

Géographiquement plus proche de Mollon que de La Bégude, le gisement de Hauterives est constitué par des sédiments déposés tout de suite après le retrait de la mer (que précède immédiatement la fin du dépôt de La Bégude), dans un lac dont le contour et les rivages sont mal connus.

La flore, relativement pauvre, n'apporte dans son ensemble par rapport à celle de Mollon et de La Bégude, aucune précision sur le milieu pliocène; elle traduit surtout un environnement montagnard assez immédiat. Même en faisant abstraction de l'élément qui correspond à cet environnement, cette flore n'autorise aucune corrélation stratigraphique précise avec La Bégude (comme ce dernier gisement, Hauterives paraît seulement plus récent que Mollon).

Les données globales de l'analyse pollinique permettent d'évoquer pour la base au moins, une végétation ombrophile luxuriante, quoique ouverte, mais n'ajoutent aucune précision quant à la position stratigraphique, pour laquelle, ici encore, on peut hésiter entre le Brunssumien et le Reuvérien.

Le diagramme pollinique traduit deux oscillations climatiques froides, modérées, qui ont été précédées par le climat le plus chaud, le plus humide et le plus uniforme que nous ayons rencontré. Il permet ainsi de dater le gisement étudié de la fin du Brunssumien ou de la fin du Reuvérien.

Au cours de ces vicissitudes, *Abies cf. pinsapo*, pratiquement conforme à celui de La Bégude, apparaît comme nettement plus alticole qu'à Mollon; ceci permet de faire une relation entre son évolution morphologique et la conquête de milieux nés de l'orogénèse pliocène ou pré-pliocène.

Seule, l'existence de plusieurs biotypes pendant l'optimum climatique permet d'expliquer que le *Pinus silvestris* ait pu progresser encore pendant le premier refroidissement.

De même, le *Quercus mediterranea* fait montre d'une relative plasticité au regard des variations de l'humidité, tandis que le *Fagus* retrouve le même polymorphisme qu'à Mollon.

Liquidambar orientalis est accompagné dans un seul niveau d'une forme intermédiaire avec *L. europæum*, forme déjà présente sporadiquement à Mollon et à La Bégude, qui correspondrait à un hybride

dont la survie à Hauterives, en l'absence de l'un de ses parents, est tout à fait remarquable.

Tout au long de cette histoire, la fréquence des Taxodiacées dans les spectres et la proportion des *Ulmus* au sein des Ulmacées ont été régulièrement croissantes, comme cela est connu du Pliocène de l'Europe moyenne.

L'effacement inexorable des *Sequoiadendron* et l'accentuation du caractère alticole de *Zelkowa crenata* sont à ajouter à la liste des phénomènes qui semblent affranchis de toute dépendance paléoclimatique.

Enfin, un certain nombre de mouvements de fréquence capricieux (pourcentage des *Planera*, proportion de *Carya cf. aquatica*, proportion relative des *Taxodium* et *Sequoia*) semble relever exclusivement de l'histoire de vicissitudes paléogéographiques locales (évolution des zones inondées entre autres).

En conclusion, la présente étude montre que la flore pliocène de la région rhodanienne ressemble beaucoup à celle déjà connue de l'Europe moyenne dont elle ne se distingue que par un très faible contingent de plantes d'affinité macaronésienne et par la présence de deux éléments qui rappellent la flore pliocène très particulière de la Grèce. Vue à travers le matériel pollinique, cette flore contient une proportion plus grande de *taxa* actuellement indigènes et, parmi les *taxa* exotiques, un plus grand nombre d'espèces ayant une aire actuelle très restreinte, que ne le montrent les macrorestes. Aussi (K. Kräusel, 1961, 237), d'une manière générale, les indications paléoclimatiques nouvelles sont-elles relativement limitées.

Sur le plan biostratigraphique, l'étude des gisements montre que, du fait de l'influence d'une végétation orophile (Mollon et Hauterives) et de la proximité d'une végétation plus ou moins xérophile (La Bégude surtout, et Hauterives), il n'est pas possible d'utiliser ici le détail du découpage proposé pour le Pliocène de l'Europe nord-occidentale. Ceci souligne, une fois de plus, la difficulté des corrélations à grande distance et la fragilité, même dans une région limitée, de toute datation établie sans l'aide d'un étalonnage préalable de séries continues.

Sur le plan des concepts et de la méthodologie de l'analyse pollinique, quelques conclusions se dégagent.

Comme en palynologie du Post-glaciaire, il a été souligné, plusieurs fois dans ce travail, la difficulté quasi insurmontable d'établir des corrélations précises entre analyses provenant d'une région physiogéographiquement et climatiquement hétérogène.

Inversement, l'utilisation des groupements (chênaie mixte en particulier), transposés de la structure sociologique actuelle de la végétation, s'est avérée sans fondement.

Comme en stratigraphie palynologique, les phénomènes qui nous

apparaissent comme affranchis des variations de milieu constituent les repères chronologiques les plus sûrs (disparition des éléments miocènes, diminution régulière des *Pinus t. haploxylon*). Cependant, il n'est pas permis d'ignorer l'intervention possible de facteurs écologiques, édaphiques surtout, apparemment mineurs mais susceptibles d'être à l'origine de convergences trompeuses (chute de fréquence de certains « éléments tertiaires » à Mollon qui pourrait faire croire à l'imminence de la transition Tertiaire-Quaternaire).

Ainsi se trouve justifié le caractère mixte des méthodes utilisées : précision des déterminations, dissociation aussi poussée que possible des éléments du spectre, utilisation de sédiments contenant des apports lointains d'origine pédologique ou fluviatile (1).

D'autre part, les témoins d'une évolution paraspécifique se sont avérés pouvoir fournir la trame d'une échelle chronologique *(Abies)*. Il apparaît ainsi que, dans de longues séries continues, l'étude morphologique verticale détaillée d'un petit nombre de formes polliniques pourrait se substituer au dénombrement d'une multitude de types polliniques. Dans cette voie nouvelle, la palynologie chrono-stratigraphique sera certainement libérée des distorsions liées aux variations latérales (A. Pons, 1961).

Du point de vue paléogéographique, une différenciation régionale du climat et de la végétation dans l'Europe pliocène apparaît nettement à travers la végétation xérophile et légèrement plus thermophile sensible à La Bégude.

Sur le plan proprement historique, cette étude a surtout montré que le Néogène n'a pas été exclusivement une période d'appauvrissement floristique, comme les paléobotanistes ont tendance à le croire.

L'histoire pliocène du Pinsapo illustre, en effet, une active différenciation de nouveaux types spécifiques (2), certainement liée aux mouvements orogéniques. La portée historique du phénomène se mesure au fait que, comme on le voit chez le *Fagus*, certains de ces types nouveaux se sont trouvés préadaptés aux milieux qui devaient être étendus et diversifiés par l'intervention glaciaire pléistocène. Cette différenciation s'est opérée essentiellement sur les types buissonnants et herbacés (G. L. Stebbins, 1949 *a*, 157). De ce fait, elle passe facilement inaperçue aux yeux des paléobotanistes et des palynologues, alors que taxonomistes et phytogéographes lui attribuent un rôle

(1) De tels apports constituent presque une contre-indication pour l'analyse pollinique du Post-glaciaire (K. Faegri et J. Iversen, 1950, 55), tandis qu'ils sont sources de renseignements précieux en palynologie stratigraphique (B. de Jekhowsky, 1963, 994).

(2) On peut d'ailleurs penser que le climat particulier du Pliocène moyen résulte de l'amortissement des conséquences climatiques des mouvements orogéniques du Pontien, responsables du caractère moins océanique, plus ou moins contrasté, du Pliocène inférieur.

important dans la genèse des « orophytes tertiaires » d'affinité boréale (H. et M. Brockmann-Jerosh, 1926, 146-147). Il est donc intéressant d'en retrouver une trace réelle, même ténue, et de constater que cette différenciation n'a pas joué seulement pour les orophytes septentrionales, mais aussi pour certaines espèces boréales moins localisées *(Fagus)* et pour certaines orophytes plus méridionales *(Abies)*.

Cet aspect édificateur du Néogène n'est d'ailleurs pas unique. La zone d'aridité mio-pliocène étendue sur toute la région méditerranéenne, et particulièrement nette au cours de la période géocratique du Pontien (Köppen et Wegener, 1926, *in* P. Quézel, 1957; R. Jeannel, 1942; R. Furon, 1959) a joué un rôle semblable dans ce sens.

L'étude des Chênes nous a montré que l'ancêtre pliocène de l'Yeuse se comporte comme un élément xérophile, alors qu'au Miocène il est largement répandu dans l'Europe moyenne subtropicale humide. Ce fait plaide en faveur d'une xérophilie récente, mal établie encore, si l'on en juge par les hautes fréquences de ce même Chêne à la base de Hauterives-exploitation.

Cette remarque vient confirmer et compléter les vues récentes de G. Andreanszky (1963) qui a montré que dès la base du Tertiaire on peut distinguer dans les flores d'Europe un élément xérophile « *formed in a plant evolution center situated on the North Atlantic shores of Eurasia at the latitude of the Spanish and Moroccan « meseta » or a little more northward. The plant evolution was stimulated by the semiarid subtropical climate. Two phases of evolution may be discerned : the former from the Late Cretaceous to the Lower Oligocene, the latter during the Neogene* » (*l. c.*, 110). C'est la seconde phase qui aurait différencié dans cet élément « xéro-atlantique » la majorité des éléments méditerranéens actuels à feuillage persistant *(Ibidem)*.

L'influence sous-jacente d'une végétation xérophile à La Bégude et l'aspect particulier de la détérioration climatique de la fin du Tertiaire dans le Sud-Est de la France, que nous avons mise en évidence, joints à l'existence des régions arides dans la région Egéenne au Pliocène (G. Mistardis, 1952) et au caractère particulier de la flore révélée par l'analyse pollinique dans cette même région (H. Weyland *et al.*, 1960), permettent de préciser la théorie de G. Andreanszky et d'en tirer quelques conclusions nouvelles :

1° Parmi les éléments les plus caractéristiques de la végétation xérophile de La Bégude, figurent des espèces qui ont disparu d'Europe au cours du Pléistocène (*Cupressus cf. torulosa* et *Tetraclinis*, par exemple). Ces « paléo-méditerranéennes », adaptées aux milieux secs, sous un climat général chaud, depuis le Paléogène, avaient perdu beaucoup de leurs capacités d'adaptation au début du Pléistocène. Elles n'ont pas supporté les vicissitudes climatiques quaternaires qui, sur les pourtours de la Méditerranée, se sont manifestées sous la

forme de refroidissement et d'augmentation des précipitations (1).

Au contraire, l'adaptation des « néo-méditerranéennes » s'est faite, comme celle de l'Yeuse, sous le climat généralement moins chaud du Néogène. Commencée depuis peu, cette différenciation était incomplète et encore plus ou moins réversible au début du Pléistocène; elle n'a pas été un obstacle à leur survivance, lors des variations climatiques quaternaires. Bien mieux, grâce à une certaine ambivalence écologique, ces « néo-méditerranéennes » ont pu se répandre dans une large gamme de milieux au moment où l'apparition de la sécheresse estivale — qu'on ne peut faire remonter au-delà du Quaternaire (D. I. Axelrod, 1959) — créait de nombreux vides du fait de la disparition d'un grand nombre de végétaux pliocènes.

La notion de « groupement de remplissage » (P. Quézel, *l. c.*, 412), qui s'applique surtout, en Afrique du Nord, à la fraction résiduelle de la végétation climacique, pourrait donc être valable aussi, en Europe, pour la plus grande partie de la végétation climacique.

Une telle conception conduirait à penser que le climax le plus important de l'Europe méditerranéenne (J. Braun-Blanquet, 1936) a une unité plus apparente que réelle.

2° Dans le cadre ainsi précisé des idées de G. Andreanszky, l'origine du *Quercus ilex* se situe sur les rivages atlantiques de l'Eurasie à la latitude des « meseta » espagnoles et marocaines ou légèrement plus au Nord. Or, il est admis que le lieu d'origine du *Quercus suber* L. se situe, d'après l'analyse des types biologiques (R. Corti, 1955), dans « la région atlantique de l'Ibérie Tertiaire » (Ch. Sauvage, 1961, 414).

Les deux grands Chênes méditerranéens auraient donc vu le jour sous un même climat subtropical et littoral (2). Cependant, du fait de sa situation légèrement plus septentrionale en Europe (et plus altitudinale en Afrique du Nord), le Chêne vert seul aurait subi une différenciation le rendant plus apte aux milieux secs et relativement froids (3).

Une origine presque commune et une histoire récente différente constituent un ensemble à l'image du paradoxal mélange d'affinités et de contrastes qu'on relève actuellement entre ces deux espèces du point de vue écologique, chorologique et phytosociologique.

3° Il est admis que les éléments sarmatiques de la flore d'Europe occidentale ont émigré vers l'Ouest, depuis leur centre d'origine aralo-caspien où leur extension et leur diversification sont maximales.

(1) On pourrait donc considérer que, comme les conifères spéciaux de la région méditerranéenne, qui constituent le « Cupressen gürtel » (E. Schmid, 1949) situé au-dessous de l'étage oroméditerranéen, le *Tetraclinis* est un vestige de la forêt de conifères du Tertiaire; il représenterait l'élément le plus xérophile de cette forêt qui croissait sous les douces températures d'un climat général océanique.

(2) « assez uniforme, humide et tiède, sans écarts considérables de sécheresse et de froid » (Ch. Sauvage, *Ibidem*).

(3) Les colonies laté méditerranéennes des plaines atlantiques françaises pouvant être des vestiges du *Q. ilex* tertiaire antérieur à sa différenciation xérophytique.

pendant le Mio-Pliocène et plus particulièrement lors de la période continentale du Pontien (J. Braun-Blanquet, 1923).

Malgré la solidité des arguments avancés en sa faveur (*Ibidem*, 94-97), cette conception se heurte à un inconvénient théorique. Alors qu'il n'existe aucune cause paléogéographique justifiant des déplacements dans le sens Est-Ouest, la biologie moderne conçoit facilement que l'apparition du climat continental et aride du Pontien ait pu induire une phase d'active différenciation pour les végétaux subtropicaux miocènes (G. L. Stebbins, 1949 *a*).

Or, nous avons montré qu'au Pliocène, peu après le Pontien, la flore et la végétation de la région rhodanienne présentent, au regard de celles de l'Europe moyenne, une individualité beaucoup moins accusée que celle de leurs contemporaines de Grèce (H. Weyland *et al.*, 1960). Cette différence entre l'Est et l'Ouest de l'Europe est telle, qu'on peut difficilement invoquer une migration récente, mais plutôt une différence constitutive tenant à une intensité plus grande de la phase d'évolution pontienne dans la région la plus aride et la plus continentale.

Ceci conduit à penser que toutes les sarmatiques sont le résultat d'une même phase de différenciation, d'âge pontien, beaucoup moins intense en Europe occidentale qu'aux confins eurasiatiques.

Le schéma de l'histoire des éléments sarmatiques de notre flore serait ainsi vu sous un jour nouveau. Cependant, du fait de l'intervention glaciaire et de la possibilité de migrations récentes anthropogènes, de nombreuses recherches sont encore nécessaires pour obtenir à ce sujet des précisions définitives.

Enfin, toujours sur le plan historique, on pourrait penser qu'il existe une certaine contradiction entre le caractère légèrement « canarien » de la flore pliocène rhodanienne et l'existence d'une végétation plus ou moins xérophile. En fait, le caractère « canarien » était certainement lié à des températures hivernales élevées superposées au climat océanique des parties ouvertes aux influences maritimes; il n'excluait pas l'existence d'un climat plus sec dans les parties où cette influence s'amenuisait. Comme l'a pensé A. N. Krystofovich (1929), il est possible que cette étroite juxtaposition de climats correspondant à des exigences différentes, malgré leur parenté du point de vue thermique, ait été cause, avant même l'intervention du froid pléistocène, de la disparition d'Europe occidentale de certains *taxa* (*Liquidambar orientalis, Zelkowa crenata,* par exemple) qui ont pu se maintenir plus à l'Est où la gamme des climats était plus étalée.

Sur le plan paléobiologique, quelques conclusions convergentes se dégagent aussi :

— la disparition de certains éléments archaïques ne s'accompagne d'aucun réajustement important des spectres polliniques;

— une évolution à l'échelon paraspécifique, observée chez les

Sapins, a exigé au moins 2 à 4 millions d'années (et plus vraisemblablement entre 4 et 6 millions d'années);

— l'étude détaillée du *Liquidambar europæum* nous a montré que des formes européennes faisant partie de la lignée d'espèces disparues d'Europe aujourd'hui mais survivantes sur d'autres continents, peuvent représenter, en fait des sippes collatérales;

— le fait que certains éléments (*Pinus* t. *haploxylon* à ballonnets emboîtants *Sequoiadendron*) soient étrangers au monde pliocène (du point de vue de leur capacité de reproduction et de concurrence) permet de penser que leur disparition ne doit rien aux variations paléoclimatiques, mais tient exclusivement à des causes paléobiologiques internes;

— l'analyse détaillée des Pins et des *Tsuga* nous a montré un parallélisme net entre leur structure biotypique pliocène et leur histoire postérieure.

Au total, ces données paléobiologiques démontrent que l'intervention du phénomène glaciaire doit être située dans le cadre de la diversité et des aptitudes biologiques des *taxa* préexistants.

Il ne saurait être question de minimiser le rôle de cette intervention dans la genèse et la répartition des flores européennes, et méditerranéennes en particulier. Mais il est nécessaire de nuancer le schéma, si souvent vulgarisé, selon lequel les glaciations pléistocènes ont constitué un « cataclysme » (R. Furon, 1959, 95), devant lequel la fuite vers le Sud était le seul recours pour les végétaux pliocènes.

Mes observations concernant le Pliocène suggèrent plutôt que de nombreux végétaux ont pu subsister sur place grâce au fait que, parmi les biotypes apparus au Néogène, certains étaient adaptés aux milieux nouveaux, conséquents des modifications climatiques pléistocènes.

La multiplicité des oscillations climatiques et les caractères propres des variations de température et d'humidité de chacune d'elles ont été certainement beaucoup plus importants que la durée, l'intensité ou l'extension géographique des glaciations considérées comme un phénomène global.

Il n'est donc pas étonnant que l'histoire détaillée de l'appauvrissement pléistocène subi par la flore européenne soit encore un objectif lointain. Certaines observations tout à fait inexplicables, concernant *Glyptostrobus* et *Picea omoricoides*, par exemple, nous ont montré la complexité des phénomènes susceptibles d'être mis en cause.

Avec l'espoir d'en préciser la nature et le déroulement, il faut donc s'attacher à une enquête plus large que cette étude dans le temps et l'espace.

En même temps, sera certainement réduite la part de conjectures qui a été nécessaire pour ordonner les résultats de cette première mise au point.

ABSTRACT

1° This study, essentially botanical and palcobiological, has three main aims :

a) to give an account of the Pre-Pleistocene flora and to that end, to make botanical determinations of the greatest possible number of spores and pollens;

b) to reconstitute the history of the local Pliocene vegetation and climates;

c) to trace the differentiation of certain *taxa* by reference to the vertical variations of pollen morphology.

2° The analyses was made from 134 practically equidistant levels inside each sequence (interval about 10 cm); the stratigraphy of the five outcrops considered being previously well-known :

a) two short sequences, virtually superposed, separated by a very short stratigraphic distance and situated at Mollon (Ain) (respectively 1,80 m and 4,75 m thick); they correspond to the initial phase of the marine sedimentation a little to the south of it;

b) the series at La Bégude de Saze (Gard) (5,50 m thick) is a sediment left by temporary coastal marshes during the period just before the withdrawal of the sea out of the Rhodanian « ria »;

c) the two sequences at Hauterives (Drôme) (respectively 4 m and 1 m thick) are part of a lacustrine sedimentation laid down immediately after the withdrawal of the sea.

3° The classical techniques for concentrating pollen have been applied, with a few original improvements. The methods utilised are the following :

a) the morphology in greatest possible detail of each pollen counted has been permanently recorded on scored cards so as to distinguish the greatest possible number of *taxa*;

b) the determinations rely on a comparison of all the features together instead of single ones taken in succession (a practice made possible by a new application to the study of pollens morphology of pictorialized scatter diagrams);

c) the use of a pollen sum comprising all trees and shrubs but excluding any associations *(s. l.)* and taking into account the different degrees of certainty of determinations;

d) the results have been represented by means of dissociated histograms;

e) in the superposed layers a comparative study has been made of the morphology of the pollen belonging to the species of *Abies, Pinus p. p., Tsuga, Liquidambar, Quercus p. p.* and *Fagus,* notably by means of « lines of form » (JENTYS-SZAFEROVA, 1959).

4° The list of 139 *taxa* or pollen types described and determined with different degrees of accuracy contains a higher proportion of extant native *taxa* than the local megaflora. The main elements of the contemporary central European flora are found in this list. However it owes its specific features to the presence of elements nowadays defined as macaronesian or types very close to those that make the Greek Pliocene different from the Pliocene of Central Europe.

5° At Mollon the pollen analysis show that the tree-vegetation is uninterrupted, growing in well defined contrasted zones according to the altitude, under a stable warm climate.

The tree-vegetation at La Bégude seems to be less continuous and part of it is xerophilous. This vegetation underwent periods of slight cooling and numerous temporary periodical variations apparently brought about by abrupt fluctuations in the climate.

At Hauterives the vegetation, more or less continuous but luxuriant, underwent marked climatic oscillations (two at least) resulting in impoverishment of the flora.

Bio-stratigraphically the sequence at Mollon may be referred to the Susterian (W. ZAGWIJN, 1960). La Bégude and Hauterives are likely to be of more recent origin but no pollen analysis can make a sufficient case for relating them either to the Brunssumian or the Reuverian.

6° Lastly the pollen analysis enables us to elucidate the Pliocene history of a number of *taxa* belonging to the genera *Abies, Picea, Pinus, Tsuga, Planera, Carya, Quercus, Fagus, Glyptostrobus, Sequoiadendron.*

7° The study of the morphological variations of a few types of pollens found in superposed levels has led to the following main conclusions :

a) the *Abies* pollen give evidence of a local evolution of the stocks of Mediterranean firs in connection with the emergence of new environments;

b) among the species of *Pinus* and *Tsuga* a direct relationship between the biological polytypism during the Pliocene and the recent history of the *taxa* can be observed;

c) the analysis of the pollen of beech reveals an already partly realized differentiation of *Fagus silvatica* from *F. orientalis,* a subtle differentiation but full of potentialities, on the verge of the climatic changes of the Pleistocene.

8° As a general conclusion, from the paleogeographical point of view a regional differentiation is clearly evident in the Pliocene flora of Rhodanian region.

9° In an historical perspective the Neogene does not seem to have been merely a period or floristic impoverishment, as been generally thought. A fast differentiation of new specific, or paraspecific types took place very probably as a consequence of the emergence of new environments proceeding from alpine orogenesis. These new types were more or less adapted already to the environments that were to prevail and evolve variously in the course of the Quaternary period.

10° In the domain of paleobiology the notable points are :

a) that the disappearance on some archaic elements is not accompanied by any major readjustment of the pollen spectra;

b) that most of the archaic elements, including those whose disappearance is posterior to the period considered (*Pinus* type *haploxylon* or *Sequoiadendron* for instance) seem to be alien to the Pliocene and their disappearance to be only due to internal biological causes;

c) that some of the European neogenic species, now exotic, constitute *taxa* collateral to those that have survived on the other continents *(Liquidambar);*

d) that Pliocene biological polytypism appears as a determining factor in the recent history of many present-day *taxa.*

11° This combination of results strongly points to the conclusion that the ice invasion of the vegetable kingdom can hardly be considered as a natural cataclysm unmatched by any of the biological phenomena observable nowadays. On the contrary each of the numerous phases of the Ice-age played a specific part (selective, as well as recombination and redifferentiation of the floras) according to its peculiarities (expanding area, intensity, prevailing meteorological factors) and to previous differentiation of the *taxa* undergoing its effects. Thus a permanent evolution, and not merely an impoverishment, took place among the vegetable kingdom in the cours of the Pleistocene.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden, im wesentlichen botanisch und palaeobiologisch orientierten Arbeit werden die folgenden drei Hauptziele angestrebt :

a) die genaue Beschreibung der voreiszeitlichen Flora, d. h. die botanische Bestimmung einer möglichst grossen Zahl von Pollen und Sporen,

b) die Rekonstitution der lokalen Vegetations- und Klimageschichte des Pliozäns und.

c) der Versuch, an Hand der morphologischen Variationen ihrer Pollen die Differenzierung bestimmter *Taxa* zu verfolgen.

2. Es wurden 134 Horizonte analysiert, die den einzelnen Lagern in etwa gleichweiter Entfernung voneinander (10 cm) entnommen wurden. Letztere stammen aus fünf verschiedenen, stratigraphisch gut bekannten Ausgehenden.

a) Zwei kurze, fast senkrecht übereinanderliegende und nur durch eine geringe Entfernung voneinander getrennte Sequenzen bei Mollon (Ain) (Mächtigkeit 1,80 und 4,75 m) bilden den Beginn der Seeablagerungen in der Bresse. Sie korrespondieren sicherlich zu einer frühen Phase der Ablagerungen im benachbarten Pliozänmeer.

b) Die Serie von La Begude de Saze (Gard) ist eine, von einem zu seiner Zeit sumpfigen Ufer stammende Ablagerung (Mächtigkeit 5,50 m), die unmittelbar vor den Rückzug des Meeres aus der Ria der Rhône zu datieren ist.

c) Die beiden Serien von Hauterives (Drôme) (Mächtigkeit 4,00 und 1,80 m) sind Teile eines Seehorizontes, der unmittelbar nach dem Ablauf des Meeres abgelagert wurde.

3. Bei der Anreicherung der Sedimente an Pollen wurde unter Hinzufügung einiger unveröffentlichter Modifikationen in der üblichen Weise verfahren. An weiteren Methoden wurden angewandt :

a) Kontrolle der allerfeinsten Morphologie der ausgezählten Sporomorphe.

b) Bestimmung der Pollen auf Grund der Gemeinsamkeit des Vorkommens vieler Charaktere, nicht aber eines binären Bestimmungsschlüssels. (Dies wurde ermöglicht durch die für die Palynologie neue Methode der symbolischen Dispersionsdiagramme.)

c) Berechnung der Pollenspektren auf Grund einer Basissumme, die alle Bäume unter Ausschluss ihrer Assoziationen beinhaltet. Darin ist vor allem das Ausmass der Sicherheit ihrer Bestimmung berücksichtigt.

d) Darstellung der Resultate unter Anwendung dissoziierter Histogramme.

e) Vergleich der Pollenmorphologie der nachfolgenden Gattungen mit Hilfe von Formlinien (Jentys-Szaferova, 1959) : *Abies, Pinus p. p., Tsuga, Liquidambar, Quercus* und *Fagus.*

4. Die Liste der mit unterschiedlicher Genauigkeit beschriebenen 139 *Taxa* oder Pollenformen enthält die Hauptelemente der gleichen Epoche des mittleren Westeuropas. Nichtsdestoweniger manifestiert sich im Vorkommen von Elementen, die als makaronesisch oder diesen nahe verwandt angesehen werden, und die das griechische Pliozän von jenem Mitteleuropas unterscheiden, eine gewisse Besonderheit.

5. In Mollon zeigen die Pollenanalysen eine geschlossene, in Höhenzonen gegliederte Vegetation in einem stabilen und relativ warmen Klima an. Die Vegetation von La Bégude erscheint weniger geschlossen und enthält einen xerophilen Anteil. Sie unterlag einer leichten Abkühlung und zahlreichen, kurzandauernden, durch schnellablaufende Klimaschwankungen hervorgerufenen Variationen. In Hauterives wurde die nicht ganz so offene aber üppige Vegetation durch (wenigstens zwei) ausgeprägte Klimaschwankungen beeinflusst. Eine floristische Verarmung war die Folge.

In biostratigraphischer Hinsicht kann das Lager von Mollon zu dem Susteren in Beziehung gesetzt werden. Die Lager von La Bégude und Hauterives sind jüngeren Datums; pollenanalytische Argumente gestatten es aber nicht, sie dem Brunssum oder dem Reuver anzugliedern (Zagwijn, 1960).

6. Die Pollenanalysen geben die Möglichkeit, die Geschichte einiger *Taxa* wärend des Pliozäns aufzuklären. Es handelt sich dabei um folgende Gattungen : *Abies, Picea, Pinus, Tsuga, Planera, Carya, Quercus, Fagus, Glyptostrobus, Sequoiadendron.*

7. Die vergleichend-morpholigischen Untersuchungen an einigen Pollentypen aus übereinandergelagerten Horizonten ergeben die nachfolgenden Resultate :

a) Die Pollen der Gattung *Abies* zeigen an, dass sich die mediterranen Tannen am Orte selbst entwickelt haben. Ihre Evolution war vom Auftreten einer neuen Unwelt begleitet.

b) Innerhalb der Gattungen *Tsuga* und *Pinus* zeichnet sich eine direkte Beziehung zwischen dem biologischen Polytypismus im Pliozän und der späteren Geschichte der *Taxa* ab.

c) Das Studium der Buchenpollen lässt eine zum Teil schon vollendete, von *Fagus orientalis* ausgehende Auszweigung von *Fagus silvatica* erkennen. Diese Differenzierung ist nicht sehr ausgeprägt, sie ist aber — zu Beginn des klimatisch wechselständigen Pleistozäns — reich an Möglichkeiten.

8. Zusammenfassend ist palaeogeographisch gesehen eine Regionaldifferenzierung nachzuweisen, die im Vergleich zur lokalen Megaflora einen grösseren Anteil von noch heutzutage einheimischen *Taxa* enthält.

9. In rein historischem Sinne erscheint das Neogen — im Gegensatz zur herkömmlichen Ansicht — nicht nur eine Periode floristischer Verarmung zu sein. Vielmehr ist eine aktive Differenzierung neuer Typen (auf dem Niveau der heutigen Arten) sicherlich an das Auftreten eines neuen, durch die Orogenese der Alpen hervorgerufenen Milieus gebunden. Diese neuen Typen waren von vornherein an das sich während des Quartärs ausbreitende und gestaltende Klima angepasst.

10. An palaeobiologischen Gesichtspunkten ist anzuführen :

a) dass das Verschwinden bestimmter archaischer Elements keine grossen Veränderungen in den Pollenspektren zur Folge hat;

b) dass die Mehrzahl der archaischen Elements (einschliesslich jener, die nach der hier behandelten Periode verschwanden: *Pinus* vom Typ *haploxylon*, *Sequoiadendron*) im Pliozän als Fremde vorkommen. Ihr Untergang erscheint ausschliesslich durch innere, biologische Gründe verursacht zu sein;

c) dass jene europäischen Arten im Neogen, die heutzutage verschwunden sind, die aber auf anderen Kontinenten überlebten, kollaterale *Taxa* darstellen *(Liquidambar)*;

d) dass die biotypische Struktur des Pliozäns ein bestimmendes Element in der Geschichte vieler rezenter *Taxa* war.

11. All diese Ergebnisse zwingen zur Annahme, dass die Vereisungen auf die Evolution der Vegetation keine als Kataklysmus anzusehende Wirkung ausgeübt haben. Vielmehr lässt die Vielzahl der klimatischen Variationen im Pleistozän im Verein mit einer starken Differenzierung in der populationsgenetischen Struktur der *Taxa* an einen kontinuierlichen, unter den speziellen eiszeitlichen Bedingungen erfolgten Ablauf der Entwicklung der Pflanzenwelt denken.

INDEX ALPHABÉTIQUE
DES PRINCIPAUX NOMS PROPRES

Cet Index est limité aux noms des *taxa* et formes polliniques rencontrés ou qui ont fait l'objet d'une comparaison précise avec notre matériel, aux noms des auteurs dont les données sont importantes ou les opinions discutées, enfin aux noms des lieux dont les flores fossiles ont été spécialement mentionnées.

Les noms botaniques et de localités évoqués dans la synthèse floristique (p. 622-633) sont exclus de cet Index : ils peuvent être facilement retrouvés dans les tableaux II (p. 550-551) et III (p. 619-621).

Dans le chapitre d'analyse pollinique (p. 635-657), seuls ont été relevés les noms botaniques utilisés dans les conclusions concernant chaque gisement ou dans les conclusions générales.

Enfin, les noms des gisements étudiés n'ont pas été retenus dans les parties où ils figurent comme titre au sommaire.

Les chiffres gras renvoient à la diagnose ou à l'étude des variations verticales.

Abies, 511, 532, 547, **558-559**, 653, **658-666**, 683, 685, 687, 688
borisii-regis, 664; *bornmulleriana*, 664; *cephalonica*, 558, 559, 663-666, 684; *cilicica*, 559, 664; *concolor*, **559**, 653; *equi-trojani*, 664; *grandis*, 558; *lasiocarpa*, 559; *lowiana*, 559; *maroccana*, 664; *nebrodensis*, 558, 663, 664; *nephrolepis*, 560; *nordmanniana*, 558, 663, 664; *numidica*, 558, 559, 663, 664; *pectinata*, **558**, 559, 651, 653, **663-666**; *pinsapo*, **558**, 641, 651, 653, **658-663**, 684, 686.
Acanthopanax, **556**.
Acer, **553**, 654; *A. negundo*, 554; *A. saccharum*, 554.
Adiantum, **554**; *A. capillus-veneris*, 554; *A. reniforme*, 554.
Æsculus, **554**; *A. hippocastanum*, 554.
Alismacées, 555.
Alnus, 547, 548, **555**, 656; *A. nepalensis*, 532, **555**; *A. viridis*, 555.
Altingia, 674.
Amaranthacées, 573.
Amaryllidacées, 618.
Amersfoort, 561.
Anderson, 520.
Andreanszky, 689, 690.
Araliacées, **555**, 616.
Arbutus, 532, **578**.
Armissan, 564.
Atriplex, 574.
Axelrod, 505, 630, 657, 665, 690.
Aytug, 522, 528, 556, 557, 559, 566, 664.

Bagnols-sur-Cèze, 546, 590, 628.
Barcelone, 586, 590, 679.
Berchemia multinervis, 598.
Betula, 548, 591, 606, **607**.
Bi-ailés, 522, 556.
Bletterans, 548.
Bonifay, 682.
Bonnet, 543.
Bourdier, 548, 593, 626.
Braun-Blanquet, 690.
Brockmann-Jerosch, 654, 689.
Brown, 513.
Brunssumien, 636, 637, 642, 643, 648, 651, 656, 685, 686.
Buxus, 571; *B. balearica*, 571; *B. japonica*, 571; *B. sempervirens*, 571.

Calluna, 578.
Carpinus, 591, 606, **607**
americana, 555; *betulus*, 607; *caroliniana*, 607; *japonica*, 607; *orientalis*, 607; *yedoensis*, 607.
Carya, 532, **571-572**, 590, 654
aquatica, **572**, 641, 647, 654, 685, 687; *cordiformis*, 572; *glabra*, 572; *minor*, 572; *myristicæformis*, 572; *ovata*, 572; *pecan*, 572, 654; *tomentosa*, 572; *tomentosa* Nutt. *fossilis*, 572.
Castanea, 572; *C. sativa*, 572; *C. dentata*, 572.

Cedrus, **556-557**, 559, 654.
atlantica, 557, 559; *brevifolia*, 557, 559; *deodara*, 557, 559; *libani*, 557, 559.
Célastracées, 573, 652.
Celastrus cassinoides, 573; *C. gardonensis*, 573.
Celtis, 606, 608.
Céphalotaxacées (et *Cephalotaxus*), 601, 602.
Cerceau-Larrival, 588.
Chamæcyparis, 547; *C. pisifera*, 575; *C. lawsoniana*, 575.
Chaney, 511, 590.
Chang, 584, 674.
Châtillon-la-Palud, 538.
Chaumergy, 547.
Chénopodiacées, 530, **573-574**.
Coiron, 547, 554, 560, 565, 567, 607, 613.
Composées, 574.
Comptonia asplenifolia, 608.
Cornacées, 615.
Corylus, 530, 591, 594, 606, **607**.
Crucifères, **575**.
Cryptomeria, 604.
Cunninghamia, 604.
Cupressacées, 531, 532, **575-576**; C. méditerranéennes, 575.
Cupressus, 547
arizonica, 576; cf. *macrocarpa*, 547; *sempervirens*, 575; aff. *sempervirens*, 576; *torulosa*, 576, 689.
Cypéracées, 530, 547, 575, **576**, 592.
Cyrillacées, 616, 684.
Czeczott, 564, 679, 682.

Dajoz, 679, 680, 681.
Davallia, 576-577; *D. canariensis*, 577.
Delafond et Depéret, 535, 537, 538, 544.
Demangeon, 539, 542-543, 545, 645.
Dendriopoterium menendezii, 598.
Denizot, 509, 511, 536, 538, 539, 542, 545.
Depape, 504, 508, 546, 554, 559, 572, 573, 580, 581, 582, 586, 590, 592, 596, 598, 602, 604, 605, 613, 614, **627-632**, 643, 645, 670, 677, 679.
Doktorowicz-Hrebnicka, 560, 562, 566, 602, 610, 615, 617, 626, 627, 636.
Domazan, 546, 628.
Dubois-Ladurantie, 559.
Dumitriu-Tataranu, 679, 681.
Duverne, 548, 626, 656.

Elatine, 577.
Emberger, 549, 569, 580, 607, 654.
Engelhardtia, 591, 607, **608**, 643.
chrysolepis, 608; *colebroockiana*, 608; *nucifera*, 608.
Erdtman, 512, 517, 518, 553, 555, 569, 575, 578, 589, 598, 600, 605, 606, 609, 611, 617, 618.
Ericacées, 530, **577**, 641.
Eucommia, 578; *E. ulmoides*, 578; *E. europea*, 578.
Eurre, 546, 628, 670.
Eurya, **587**, 617; *E. ferox*, 587.

Faegri et Iversen, 518, 520, 531, 571, 592, 594, 606, 688.
Fagerlind, 510.
Fagus, 511, 533, 547, **578-579**, 647, **678-683**, 685, 686, 688, 689
ferruginea, 579; *orientalis*, 579, 679-682, 685; *pliocenica*, 679; *silvatica*, 578, 655, 678-682, 685; *taurica*, 680.
Ficus, 607.
Firbas, 580.
Firtion, 547, 548, 560, 613, 626, 629.
Flahault, 505.
Flaugère, 682.
Florin, 560, 570, 575, 576, 593, 604, 605.
Florschütz, 571.
Fontannes, 539, 541, 545, 670.
Fournès, 542, 645.
Francfort, 576, 580, 583, 602, 615.

Frantz, 552, 560, 613, 626, 627, 629, 636.
Fraxinus, 587; *F. americana*, 588; *F. ornus*, 579; *F.* cf. *ornus*, 579.
Furon, 689, 692.

Gaussen, 564-568, 664.
Gévrieux, 538, 561, 577, 578.
Ginkyo, 580; *G. biloba*, 580.
Givulescu, 576, 605.
Glyptostrobus, 604, 605, 651, 655, 692.
Grambast, 605.
Graminées, 530, 547, 548, **580**, 646.
Grangeon, 578, 581 (voir aussi Coiron et Rochessauve).
Grebe, 610, 629, 636.
Guinochet, 524, 645.

Harris, 518, 588.
Hauterives, 510, 658, 660, 664, 666, 668, 669, 677, 678, 679, 686, 687.
Hauterives-Clarey, 658, 662, 663, 664, 666, 668, 671, 672, 673.
Hauterives-exploitation, 662, 666, 668, 671, 672, 673, 673, 676, 689.
Hydrocharis, 617.
Hydrocotyle, 588; *H. vulgaris*, 588.

Ilex, **581**, 652; *I. aquifolium*, 581; *I. canariensis*, 581.
Inaperturés échinulés, 617, 642.
Inaperturés réticulés, 617.
Inaperturopollenites magnus, 583.
Iridacées, 618.
Iversen et Troels-Smith, 553.

Jekhowsky, 516, 531, 688.
Jentys-Szaferova, 521, 533, 594, 606.
Joncacées, 530, **581**.
Juglans, **582**, 590; *J. cinerea*, 582; *J. regia*, 582; *J. sieboldiana*, 582.
Juniperus, 547, **576**; *J. communis*, 576; *J. fœtidissima*, 576; *J. mexicana*, 576.

Katz, 626, 627, 636.
Keteleeria, **559-560**; *K. davidiana*, 560; *K. fortunei*, 560; *K. loerhi*, 560; *K. rhenana*, 560.
Kirchheimer, 552, 560, 610.
Kochia, 574; *K. arenaria*, 570; *K. scoparia*, 574.
Koningsbosch, 648.
Kräusel, 560, 568, 627.
Krystofovich, 691.
Kuprianova, 607, 674-677.

La Bégude-de-Saze, 510, 658, 660, 661, 664, 666, 668, 669, 671-673, 678, 679, 685-689.
Labiées, 582.
Lævigatisporites discordatus, 614; *L. pseudomaximus*, 586.
La Raza, 548, 593.
Larix, 547, 575, **583**.
Laurent, 504, 546, 559, 572, 586, 605, 627, 628, 630, 677.
Laurent et Marty, 677.
Légumineuses, 573, **583**.
Leontice smirnowii, 618.
Leschik, 626.
Libocedrus, 576.
Ligustrum, 588.
Liquidambar, 511, 533, 571, **584**, 642, **674-677**, 683.
angaridæ, 584; *europæum*, 584, 675-677, 686, 692; *formosana*, 674; *macrophylla*, 674; *orientalis*, 584, 674, 676, 677, 686, 691; *parviporata*, 675, 677; *styraciflua*, 584, 674-677; *thetidæ*, 674, 675; *turgaica*, 674-677.
Liriodendron, **584**, 684.
Lonicera, 585.
Lycopodium, 547, **585**; *L. inundatum*, 585; *L. selago*, 585.
Lygodium, 585-586.

Mädler, 556, 560, 561, 567, 568, 570-572, 576, 580, 581, 583, 587, 602, 605, 608, 609, 613, 614, 615, 653.
Magnolia, **586**, 684; *M. glauca*, 586.

Mattfeld, 664.
Mazenot, 534, 538, 543, 544, 547, 548, 605, 626.
Médus et Nonn, 599.
Menendez-Amor, 559.
Méon, 537, 548, 626.
Metasequoia, 605; *M. glyptostroboides*, 604.
Meximieux, 536, 546, 554, 581, 586, 602, 614, 628.
Mindel-Riss, 593, 609.
Miocène, 509, 547, 548, 576, 579, 581, 586, 599, 645, 653, 664, 670, 674-676, 682, 689.
Miopliocène, 676, 689, 691.
Mizerma, 571, 592.
Molinier, 682.
Mollon, 510, 659, 660, 662-664, 668, 672, 676, 678, 679, 684-688.
Mollon-ravin, 638, 660-662, 666, 668, 678, 684.
Mollon-rivière, 637, 658, 660-662, 666, 668, 671, 672, 678, 684.
Monocolpés réticulo-rugulés, 618.
Monocolpopollenites areolatus, 590.
ligneolus, 618, *piliferus*, 617, *zievelensis*, 580.
Monoszone, 574, 594.
Moracées, 607.
Myricacées, 591, 606, **608**.
Myriophyllum, 591, 606, **608**.

Nassa, 546; *N. semistriata*, 538, 546.
Néogène, 587, 599, 605, 609, 613, 614, 635, 665, 688-690, 692.
Neuy-Stolz, 616.
Notelea, 587.
Nymphæa alba, 587.
Nymphéacées, **586**, 617, 618, 642.
Nyssa, 530, 579, **587**, 642, 643; *N. aquatica*, 587.

Œnanthe, 588.
Oldfield, 577.
Oléacées, 579, **587**.
Oligocène, 560, 564, 565, 570, 601, 605, 674, 677.
Oligomiocène, 665.
Ombellifères, 588.
Ophioglossum, 588; *O. coriaceum*, 588; *O. vulgatum*, 588.
Osmunda, 547, **589**, 652
cinnamomea, 589, 590; *claytoniana*, 589, 590; *interrupta*, 590; *regalis*, 589.
Ostrya, 591, 606, **609**.

Paléogène, 674, 677, 689.
Paliurus, 598.
Palmacées, 590.
Paquereau et Schoeller, 509, 583.
Pardé, 561.
Phellodendron, 616.
Phyllirea, 587.
Picea, 532, 547, 556, **560-561**, 653
sect. eupicea, 561; *excelsa*, **561**, 653; *latisquamosa*, 561; *morinda*, 561; *sect. omorica*, 561, *omoricoides*, **561**, 653, 691; *omorikoides*, 561; *orientalis*, 561.
Pinacées, 521, 569.
Pinus (et Pin), 508, 511, 523, 526, 532, 533, 547, 548, 556, **562-569**, 641, **653**, **667-669**, 683, 692
askenasyi, 565; *banksiana*, 568; *sect. banksia*, 568; *canariensis*, **563**, 564, 646, 653, 668; *gr. canariensis-longifolia*, 564; *cembra*, 562; *consimilis*, 564; *coulteri*, **567**, 653, 668; *densiflora*, **566**, 641, 653, 668; *halepensis*, 563, **564**, 565, 566, 642, 643, 651, 665, 668; *t. haploxylon*, 547, 548, 556, 559, 562, **563**, 643, 647, 651, 653, 656, 667, 685, 688, 692; *junonis aff. laricio*, 567; *lambertiana*, 564; *laricio*, 564, **566**; *aff. laricio pliocenica*, 567, 668; *leptophylla*, 564; *ludwigii*, 565; *massoniana*, **566**, 641, 653, 668; *megalophylla*, 565; *mesogeensis*, 563, **564**, 565, 566, 647, 653, 668; *montana var. uncinata*, 547, 566, 641, 668; *muricata*, 568, 562, **567**, 668; *pinaster*, 564, 565; *aff. pinaster*, 565; *pinastroides*, 565; *pinea*, 565, 647, 653, 668; *platyptera*, 564; *præpinaster*, 563; *ramesii*, 564; *rhodanensis*, 565; *rigida*, **566**, 668; *aff. rigida*, 566; *sabiniana*, 564; *silvestris*, 528, **564-565**, 647, 651, 653, 668, 669, 684, 686; *t. silvestris*, 547, 548, 559, 562, 563, 646, 647, 656; *silvestris pliocenica*, 566; *stelwagii*, **568**, 668; *strobus*, **567**, 568, 668; *strobus fossilis*, 568; *timleri*, 567; *trifolia*, 567.

Pityostrobus strobiformis, 568.
Pityoxylon nathorsti, 566; *P. pineoides*, 565.
Planchais, 594, 670.
Planera, **611**, 613, 641, 687; *P. aquatica*, **611**, 613, 654, 687; *P. richardii*, 613.
Plantago, 607.
Platycarya, 591; *P. strobilacea*, 591.
Pléistocène cf. ***Quaternaire.***
Pliopléistocène, 570.
Plombaginacées, 591.
Podocarpacées, 521, 557, 569, 570.
Podocarpus, 547, **569**, 655; *P. kinkelini*, 570; *P. minor*, 569; *P. nagy*, 569; *P. neriifolia*, 569.
Pollenites paræxpressus, 615; *P. pseudohirsutus*, 617.
Polypodiacées, 547, **592**.
Pons, 521, 538, 556, 561, 682, 688.
Pontien, 538, 688-692.
Populus, 531, **592**.
Porocolpopollenites vestibulum, 601.
Post-glaciaire, 654, 687, 688.
Potamogeton, **592**, 642; *P.* sect. *coleogeton*, 592.
Poterium, 598.
Potonié, 552, 579, 616, 618.
Prétiglien, 548.
Pseudolarix, 547, **570**; *P. amabilis*, 570.
Pseudotsuga, 547, 575, 583, 593.
Pterocarya, 582, **593-594**, 643
caucasica, 682; *forrestii*, 593; *fraxinifolia*, 594; *hupehensis*, 593; *insignis*, 593; *paliurus*, 593; *rhoifolia*, 593; *stenoptera*, 593.
Quaternaire, 542, 548, 554, 561, 579, 585, 616, 650, 656, 657, 663, 688-690.
Quercus (et Chêne), 511, 518, 532, 534, 547, **593-597**, 643, 654, **669-673**, 683
cerris, **597**; *coccifera*, 534, 596, 597, 670-673, 683; *ilex*, 534, 596, 597, 670-673, 683, 690; *mediterranea*, **597**, 641, 642, 651, 654, **669-673**, 685, 686, *pedunculata*, 596; *pubescens*, **597**, 655, 669; *sessiliflora*, **596**, 597, 655; *suber*, 596, 690; *tozza*, 596.
Quézel, 688, 689.
Raatz, 552, 616.
Reid, 547, 629, 630, 677.
Renonculacées, 594, 617.
Reuver, 571, 677.
Reuvérien, 601, 614, 636, 643, 648, 650, 652, 655, 656, 685, 686.
Rhamnacées, 597.
Rhododendron, 547, **577**; *R. ponticum*, 532, **577**, 682.
Rhus, 616.
Rio Major, 564, 590.
Rochessauve, 547, 559, 564, 565, 566, 670.
Rosacées, 598.
Rubel, 682.
Rudolph, 523, 552, 562, 569, 610.
Sabal, 590; *S. adansonii*, 590; *S. caroliniana*, 590.
Saint-Geniès-de-Comolas, 580, 591.
Saint-Marcel-d'Ardèche, 546, 573, 579, 581, 582, 598, 604, 614, 677.
Salix, 530, 583, **598-599**; *S. alba*, 599; *S. cinerea*, 599; *S. incana*, 599; *S. triandra*, 599.
Sambucus, 599.
Saporta, 504, 546, 559, 564, 565, 629, 670.
Saporta et Marion, 546, 554, 581, 590, 602, 614, 627, 628, 630, 632.
Sapotacées, 599.
Sauvage, 690.
Sciadopitys, **602**, 605, 642, 643; *S. verticillata*, 602.
Selaginella, 547, **599**; *S. apus*, 600; *S. eggersii*, 600; *S. selaginoides*, 600.
Sequoia, 547, **603-605**, 647, 655, 687
aff. *gigantea*, 547; *langsdorfii*, 604; *sempervirens*, 604.
Sequoiadendron, **604**, 605, 647, 651, 655, 687, 692; *S. giganteum*, 604.
Sittler, 513, 514, 548, 560, 645.
Sparganiacées, 611.

Sphagnum, 600.
Sporites (Pollenites ?) ligneolus, 547, **616**, 618.
Sporomorphes inaperturés échinulés, 617.
Stachurska, 571, 572, 582, 593, 608.
Staphylea, 615; *S. pinnata*, 615; *S. trifolia*, 615.
Stebbins, 504, 505, 511, 520, 664, 666, 688, 691.
Straus, 576, 629.
Susteren, 636, 637, 648.
Sustérien, 636, 637, 652, 656, 684.
Symplocos, **601**, 650, 652, 655.
Szafer, 505, 560, 561, 566, 571, 576, 578, 586, 587, 589, 592, 609, 610, 615, 626, 629, 636, 652.

Taxacées, 531, 575, 592, **601**, 642.
Taxodiacées, 521, 529, 531, 532, 533, 575, **602-605**, 641, 647, 650, 655, 687.
Taxodium, 547, 603-605, 647, 655, 687.
Taxus, 602.
Teixeira, 564, 566, 590.
Tertiaire, 665, 688-690.
Tetraclinis, 690; *T. articulata*, 575.
Tetracolporopollenites, 599; *T. microrhombus*, 599.
Théziers, 546, 573, 576, 581, 677.
Thiergart, 552, 570, 615.
Thomson, 506.
Thomson et Pflug, 529, 552, 555, 579, 580, 590, 599, 601, 615, 616.
Thuya, 576; *T.* cf *orientalis*, 547.
Tiglien, 643.
Tilia, 547, **605**, 654; *T. americana*, 605; *T.* aff. *platyphyllos*, 605; *T. silvestris*, 605.
Torreya, 602.
Tricolpés clavulés, 618.
Tricolpites henricii, 597; *T. microhenricii*, 597.
Tricolporopollenites cingulum, 573, 583, **615**; *T. edmundii*, 555, 583, 597, **615**, 650, 655; *T. euphorii*, 555; *T. kruschi*, 587; *T. liblarensis fallax*, 615; *T. megæxactus bruhlensis*, **616**, 655; *T. pseudocingulum*, **616**, 655; *T. sustmanii*, **616**.
Triporés, 606.
Tsuga, 511, 532, 533, 547, **609-610**, 654, **666-667**, 683, 692
calcarea, 610; *canadensis*, 609, 610, 654, **666-667**, 684; *caroliniana*, 610, 641, 646, 654, **667**, 684, 685; *diversifolia*, 610; *diversifolia typus*, 610; *europæa*, 609, **666**, 684, 685; *præcaroliniana*, 610; *yunnanensis*, 610.
Typha latifolia, 611.
Typhacées, 611.

Ueno, 569, 602, 609.
Ulmacées, 518, 521, 530, 532, **611-613**, 640, 647, 685, 687.
Ulmus, **611-613**, 640, 654, 687; *U. crassifolia*, 613.
Urticacées, 607.

Vacquières, 546, 573, 590.
Van Campo, 521, 523, 553, 556, 558, 562, 563, 565, 570, 575, 576, 593, 602, 609, 610, 664, 667.
Van Campo et Elhai, 594, 596, 670.
Villafranchien, 539, 546, 547, 656.
Vitacées, 598, **614**.
Vitis vinifera, 614.

Weichselien, 561.
Weyland *et al.*, 506, 580, 616, 617, 618, 626, 627, 636, 637, 653, 689, 691.
Weyland et Pflug, 580, 626, 627.
Wodehouse, 518, 552, 553, 555, 574, 579, 580, 584, 588, 594, 596, 606, 607, 609.
Wolff, 626, 636.
Woodwardia, **614**, 652; *W. radicans*, 614.
Wulff, 679, 680.
Wurmien, 561.

Zagwijn, 509, 531, 552, 554, 555, 561, 562, 569, 572, 575, 579, 581, 583, 585, 587, 589, 598, 600, 601, 605, 608, 610, 614, 615, 616, 626, 627, 636, 642, 648, 650, 652.
Zelkowa, **611-613**
acuminata, 612, 613; *crenata*, **612**, **613**, 647, 682, 687, 691; *davidii*, 612; *serrata*, 612; *sinica*, 612; *ungeri*, 612.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Anderson (E.), 1949. — *Introgressive hybridisation.* 109 p., New-York, Wiley and Sons. — 1946. Maize in Mexico, a preliminary survey. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **33**, p. 147-247.

Andreanszky (G.), 1963. — Das Trockenelement in der alttertiären Flora Mitteleuropas auf Grund paläobotanischer Forschungen in Ungarn. *Vegetatio,* **11**, p. 95-111.

Andrews (H. N. Jr), 1961. — *Studies in Paleobotany.* 487 p., New-York, Wiley and Sons.

Assarson (G.) et Granlund (E.), 1924. — En metod för pollenanalys av minerogena jordarter. *Geol. Fören. Stockholm Förhandl.*, **46**, p. 76.

Aubert (J.) et Charpin (H. et J.), 1959. — Etude palynologique de quelques Oléacées de Provence. *Pollen et Spores,* **1**, 1, p. 7-13.

Aubert (J.), Charpin (H. et J.) *et al.*, 1962. — Palynologie méditerranéenne et occidentale. 3. Morphologie des pollens de quelques Plantains de Provence (1). *Pollen et Spores,* **4**, 2, p. 273-382.

Axelrod (D. I.), 1941. — The concept of ecospecies in Tertiary paleobotany. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, Washington, **27**, p. 545-551. — 1948. Climate and evolution in western North America during Middle Pliocene time. *Evolution,* **2**, p. 127-144. — 1952. A theory of Angiosperm evolution. *Evolution,* **6**, 1, p. 29-60. — 1959. Late Cenozoïc evolution of the Sierran bigtree forest. *Evolution,* **13**, 1, p. 9-23.

Aytug (B.), 1959. — *Abies equi-Trojani* Aschers. et Sinten est une espèce d'origine hybride d'après l'étude des pollens. *Pollen et Spores,* **1**, 2, p. 273-278. — 1960. Quelques mensurations des pollens de *Pinus silvestris* L. *Pollen et Spores,* **2**, 2, p. 305-309. — 1961. Etude des pollens du genre Cèdre (*Cedrus* Link.). *Pollen et Spores,* **3**, 1, p. 46-64. — 1962. Palynologie méditerranéenne et occidentale. 4. Diagnose des pollens de *Pinus silvestris* et *Pinus uncinata* des Pyrénées. *Pollen et Spores,* **4**, 2, p. 283-296.

Baker (H. G.), 1948. — Dimorphism and monomorphism in the *Plumbaginaceæ*. 1. A survey of the family. *Ann. Bot.*, new ser., Londres, **12**, p. 207-219.

Bonifay (E.), 1962. — Recherches sur les terrains quaternaires du Sud-Est de la France. *Trav. Inst. Préhist. Univ. Bordeaux,* **2**, 194 p.

Bonnet (A.), 1953. — Tectonique post-villafranchienne du Languedoc méditerranéen. *Actes IV^e Congrès Ass. Intern. Etude du Quaternaire,* Rome-Pise, 7 p.

Bourdier (F.), Sittler (C.) et Sittler-Becker (J.), 1956. — Observations nouvelles relatives aux flores polliniques pliocènes et quaternaires du bassin du Rhône. *Bull. Serv. Carte Géol. d'Als.-Lorr.,* **9**, 1, p. 3-12.

Bowen (R. N. C.), 1958. — *The exploration of time.* 143 p., New-York, Philosophical Library.

Braun-Blanquet (J.), 1923. — *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de la France.* 282 p., Paris, Lhomme et Zürich, Beer. — 1936. La forêt d'Yeuse languedocienne *(Quercus ilicis). Mém. Soc. Hist. Nat. Nîmes,* **5**, 147 p.

Brockmann-Jerosch (H.), 1914. — Zwei Grundfragen der Paläophytogeographie. *Bot. Jahrb.*, **50**, p. 249-267.

Brockmann-Jerosch (H. et M.), 1926. — Die Geschichte der Schweizerischen Alpenflora. *In* C. Schrotter : *Das Pflanzenleben der Alpen,* 1 288 p., Zürich, Raustein, 2^e édit., 5^e chap., p. 1110-1215.

Brown (C. A.), 1960. — *Palynological techniques.* 188 p., Bâton Rouge, Louisiana, Libr. Congr.

Ceballos (L.) et Bolanos (M. M.), 1930. — Estudio sobre la vegetacion forestal de la provincia de Cadiz. *Pub. Inst. Forest. Investig. y Exper.*, Madrid, 353 p.

Ceballos (L.) et Vicioso (C.), 1953. — Estudio sobre la vegetacion y la flora forestal de la provincia de Malaga. *Pub. Inst. Forest. Investig. y Exper.*, Madrid, 285 p.

Cerceau (M.-T.), 1959. — Clé de détermination d'Ombellifères de France et d'Afrique du Nord d'après leurs grains de pollen. *Pollen et Spores*, **1**, 2, p. 145-190.

Cerceau-Larrival (M.-T.), 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. *Mém. Mus. nation. Hist. nat.*, Paris, sér. B, **14**, 166 p.

Chaney (R. W.), 1949. — Evolutionary trends in the Angiosperms. *Genetics, Paleontology and Evolution*, New-Jersey, Princeton Univ. Press, p. 190-200.

Chaney (R. W.) et Hsen Hsu Hu, 1940. — A Miocène Flora from Shantung Province China. *Palaeontologica sinica*, **112**, 145 p.

Chang (S. T.), 1958. — The morphological characteristics of the recent and of some fossil species of Liquidambar. *Acta Botanica Sinica*, **7**, 4, p. 215-226.

Coppens (R.), 1957. — *La radio-activité des roches*. 128 p., Paris, P. U. F.

Corti (R.), 1955. — Ricerche sul ciclo riproduttivo di specie del genere *Quercus* della flora italiana. II. Contributo alla biologia ed alla sistematica di *Quercus Suber* L. e in particolare delle forme a sviluppo biennale della ghianda. *Ann. Acad. Ital. Sc. Forest.*, Florence, **4**, p. 55-135.

Cushing (E. J.), 1961. — Size increase in pollen grains mounted in thin slides. *Pollen et Spores*, **3**, 2, p. 265-274.

Czeczott (H.), 1932. — Distribution of *Fagus orientalis* Lipsky. Die *Buchenwälder Europas. Veröff. Geob. Inst. Rübel in Zürich*, 8e fasc., 26 p. — 1954. The past and present distribution of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus brutia* Ten. 8e Cong. Int. de Bot., Paris-Nice, 1954, section 5, Paléobotanique. *Extr. Vol. rapp. Sect. 2, 4, 5, 6 du congrès*, p. 196-197.

Dajoz (R.), 1961. — Les plantes vasculaires de la forêt de la Massane (Pyr.-Or.). Le cas du Hêtre. *Vie et Milieu*, **12**, 4, p. 677-700.

Delafond (F.) et Depéret (Ch.), 1894. — Les terrains tertiaires de la Bresse et leurs gîtes de lignites et de minerais de fer. *Etude des gîtes minéraux de la France*, 332 p., Paris, Ministère des Travaux Publics, Imprimerie Nationale.

Demangeon (P.), 1958. — Contribution à l'étude de la sédimentation détritique dans le Bas-Languedoc pendant l'ère tertiaire. *Thèse ès Sc. Montpellier*, 397 p.

Denizot (G.), 1952. — Le Pliocène de la vallée du Rhône. *Rev. Géogr. Lyon*, **27**, p. 327-358.

Depape (G.), 1920. — Sur la présence de *Juglans cinerea* L. *fossilis* Bronn., dans la flore plaisancienne de Saint-Marcel-d'Ardèche. *C. R. Ac. Sc., Paris*, **171**, p. 865-866. — 1922. Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. Flores de Saint-Marcel (Ardèche) et des environs de Théziers (Gard). *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10e série, **4**, p. 73-266. — 1928. Le Monde des plantes à l'apparition de l'Homme en Europe occidentale. Flores récentes de France, des Pays-Bas, d'Angleterre. *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, **28**, 2e série, mémoires, p. 39-64. — 1949. Quelques arbres exotiques cultivés à Lille. I. Les Ginkgoales. *Bull. Soc. Bot. du Nord de la France*, **2**, 4, p. 99-114. — 1951. Quelques arbres exotiques cultivés à Lille. II. Les *Liquidambar*. *Bull. Soc. Bot. du Nord de la France*, **4**, 4, p. 89-95. — 1954. Quelques arbres exotiques cultivés à Lille. III. Les *Liriodendron* (Tulipiers). *Bull. Soc. Bot. du Nord de la France*, **7**, 3, p. 71-82.

Depape (G.), Florschütz (R.) et Guillien (Y.), 1954. — La flore des argiles de Coulgens (Charente). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **4**, 6e série, p. 193-201.

Doktorowicz-Hrebnicka (J.), 1956. — Index Pollen Spectra of Pliocene Coalbearing sediments. *Inst. Geol. Prace, Varsovie*, **15**, 136 p. — 1959. Some pollen grains of *Taxodiaceae* family in Tertiary brown coal of Poland. Part 1. Morphological studies on contemporaneous comparative material. *Kwart. geol.*, **3**, 3, p. 721-736.

Dubois-Ladurantie (G. A.), 1941. — Révision de quelques espèces d'abiétinées fossiles. *Trav. Lab. forestier Toulouse*, t. II, vol. VI, sect. 7, art. I, 41 p.

DUMITRIU-TATARANU (I.), 1959. — Origine et position systématiques des îlots de Hêtre du Sud-Est de la France. *Revue Forestière Française*, Nancy, **11**, p. 199-213.

DURAND (A.), 1912. — Le pliocène de la région de Saint-Laurent-des-Arbres (Gard). *C. R. Ass. Fr. Avancement Sc.*, Nîmes, p. 345-352.

DURAND (S.) et REY (R.), 1963. — Les formations à végétaux de Joursac (Cantal) peuvent être datées du Villafranchien par l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **257**, p. 2692-2693.

DUVERNE (B.), 1957. — Etude sur les pollens et spores des marnes de Bletterans, Courchapon, Chatelay, La Loye. *Dipl. Et. Sup., Fac. Sc., Besançon*, 49 p.

EMBERGER (L.), 1938. — *Les arbres du Maroc et comment les reconnaître.* 317 p., Paris, Larose. — 1944. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants* (Eléments de paléobotanique et de morphologie comparée). 492 p., Paris, Masson et C^ie^, édit. — 1960. *Les végétaux vasculaires.* 2 vol., 1 539 p., Paris, Masson et C^ie^, édit.

ENEROTH (Q.), 1951. — Investigations of the possibility of differentiating the pollen of different species of *Betula* in fossil material. *Geol. Fören, Förhdl.*, Stockholm, **73**, p. 353-405.

ERDTMAN (Q.), 1936. — New methods in pollenanalysis. *Svensk bot. Tidskr.*, **30**, 2, p. 154-164. — 1943. An introduction to pollen analysis. 239 p., Whaltam, Mass., *Chronica Botanica.* — 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms.* 539 p., Stockholm, Almqvist and Wiksell. — 1957. Pollen and spore morphology. Plant taxonomy. *Gymnospermæ, Pteridophyta, Bryophyta.* 151 p., Stockholm, Almqvist and Wiskell. — 1960. Pollen walls and Angiosperm phylogeny. *Botan. Notiser*, **113**, p. 41-45.

ERDTMAN (G.), BERGLUND (B.) et PRAGLOWSKI (J.), 1961. — An introduction to a Scandinavian pollen flora. *Grana palynolog.*, **2**, 3, p. 3-92.

FAEGRI (K.) et IVERSEN (J.), 1950. — *Text-book of modern pollen analysis.* 168 p., Copenhague, Ejnar Munksgaard.

FAGERLIND (F.), 1952. — The real signification of pollen diagram. *Botan. Notiser*, **105**, 2, p. 184-223.

FIRBAS (F.), 1932. — Contribution à l'histoire postglaciaire des forêts des Cévennes méridionales. *Comm. S. I. G. M. A.*, Montpellier, **15**, 2, p. 9-16. — 1937. Der pollenanalytische Nachweis des Getreidebaus. *Zeitschrift f. Bot.*, **31**, p. 447-448.

FIRTION (F.), 1946. — Le lignite de Foulenay (Jura) : Pollenanalyse statistique. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, sér. V, **16**, p. 639-642.

FLAHAULT (C.), 1937 (1897). — La distribution géographique des Végétaux dans la région méditerranéenne française. *Encyclopédie biologique*, **18**, 178 p., Paris, Lechevalier.

FLAUGÈRE (A.), MARCELIN (P.), KUHNOLTZ-LORDAT (G.) et JOUBERT (A.), 1931. — L'enseignement de la forêt de Valbonne. *Publ. des Ann. de l'Ec. Nat. d'Agric.*, Montpellier, 181 p.

FLORIN (R.), 1963. — The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, **20**, 4, p. 121-312.

FLORSCHÜTZ (F.), 1925. — On *Pseudolarix Kampfæri* Gord. from the clay of Reuver. *Rec. Tr. Bot. Neerl.*, **22**, p. 269.

FONTANNES (F.), 1881. — *Note sur la position stratigraphique des couches à Congéries de Bollène (Vaucluse) et des marnes à lignites de Hauterives.* 10 p., Lyon. — 1884. Nouvelle contribution à l'étude de la faune et de la flore des marnes pliocènes à *Brissopsis* d'Eurre (Drôme). *Ann. Soc. Agric. Lyon*, **5**, 6, p. 421-436.

FRANTZ (U.), 1961. — Untersuchungen zur Sporen- und Pollenflora des Pliozäns von Willershausen. *Monatsber. dtsch. Akad. Wiss.*, Berlin, **3**, 7-8, p. 426-442.

FUNKHOUSER (J. W.) et EVITT (W. R.), 1959. — Preparation techniques for acid-insoluble microfossils. *Micropaleontology*, U. S. A., **5**, 3, p. 369-375.

FURON (R.), 1959. — *La paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans.* 2^e^ édit., 405 p., Paris, Payot.

Gams (H.), 1954. — Modifications floristiques et climatiques du Quaternaire, notamment d'après les recherches palynologiques depuis 1850. 8e Cong. Int. de Bot., Paris-Nice 1954, section 5, Paléobotanique. *Extr. Vol. rapp. Sect. 2, 4, 5, 6 du congrès*, p. 254-260.

Gaussen (H.), 1928. — Une nouvelle espèce de sapin *Abies Pardei*. *Trav. Lab. forestier Toulouse*, **1**, 2, 10 p. — 1950. L'influence du passé dans la répartition des Gymnospermes de la péninsule Ibérique. *C. R. 16e Congr. Int. Géographie*, Lisbonne, 1949, p. 805-821. — 1960. Les Gymnospermes actuelles et fossiles : **6**, 11, généralités, genre *Pinus*, 272 p., *Toulouse, Faculté des Sciences*.

Givulescu (R.), 1962. — Einige Bemerkungen über die Verbreitung und das Verschwinden von *Libocedrus salicornioides* (Endl.) Heer, *Sequoia langsdorfii* (Brngt.) Heer und *Taxodium distichum miocenum* Heer im Pliozän Mittel- und Ost Europas. *Bot. Jahrb.*, **81**, 4, p. 408-415, Stuttgart.

Grambast (L.), 1962. — Flore de l'Oligocène supérieur du bassin de Paris. *Ann. Paléont.*, Paris, **48**, p. 83-162.

Grangeon (P.), 1958. — Contribution à l'étude de la paléontologie végétale du Massif du Coiron (Ardèche) (S.-E. du Massif Central français). *Mém. Soc. Hist. Nat. d'Auvergne*, **6**, 300 p.

Grebe (H.), 1955. — Die Mikro- und Megaflora der pliozänen Ton- und Tongyttjalinse in Kieselolithschichten von Swisterberg (Weilerswist) usw. *Geol. Jahrb.*, **70**, p. 535-568.

Guinochet (M.), 1947. — Phytosociologie et sylviculture. *Bull. Soc. Forest. Franche-Comté et prov. Est*, p. 149-158. — 1955. *Logique et dynamique du peuplement végétal*, 143 p., Paris, Masson et Cie, édit.

Harris (W. F.), 1955. — A manual of the spores of New Zealand *Pteridophyta*. *Department of Scientific and Industrial Research, New Zealand*, **116**, 186 p.

Heim (J.), 1962. — Spectres palynologiques récents dans la hêtraie de la Sainte-Baume (Provence). *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **23**, p. 97-103.

Hyde (H. A.) et Adams (F. K.), 1958. — *An atlas of airborne pollen grains*. 109 p., New-York, Mac Millan.

Ingwersen (P.), 1954. — Some microfossils from Danish late-tertiary lignites. *Geol. Survey of Denmark*, sér. II, **80**, p. 31-65.

Iversen (K.) et Troels-Smith (J.), 1950. — Pollenmorphologiske definitioner og typer. *Dansk. geol. Unders.*, IV, **3**, 8, 54 p.

Jeannel (R.), 1942. — *La genèse des faunes terrestres*. 514 p., Paris, P. U. F.

Jekhowsky (B. de), 1958. — Méthodes d'utilisation stratigraphiques des microfossiles organiques dans les problèmes pétroliers. *Rev. Inst. fr. Pétrole*, **12**, 10, p. 1391-1418. — 1963. Variations latérales en palynologie quantitative et passage du continental au marin : le Dogger supérieur du Sud-Ouest de Madagascar. *Rev. Inst. fr. Pétrole*, **18**, 7-8, p. 977-995.

Jentys-Szaferova (J.), 1928. — La structure des membranes du pollen de *Corylus*, de *Myrica* et des espèces européennes de *Betula*, et leur détermination à l'état fossile. *Bull. Intern. Acad. Polon., Classe Sci. Math. et Nat., sér. B*, Cracovie, p. 75-125. — 1949. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements. Part I : Aim and method of the work on the example of *Betula verrucosa* Ehrh., *Bull. Intern. Acad. Polon. Classe Sci. Math. et Nat., Sér. B*, Cracovie, p. 176-214. — 1959. A graphical method of comparing the shapes of plants. *Rev. Acad. Polon. Sc.*, **4**, 1-13, p. 79-110.

Katz (N. J. et S. V.), 1962. — The Pliocene flora of the lower kame. *Byull. Moskov. Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel. Biol.*, **67**, 4, p. 62-68.

Kedves (M.), 1961. — Beobachtungen an den Pollen des rezenten *Ginkgo biloba* L. mit besonderer Hinsicht auf die Fragen der Determination der fossilen Pollen der *Ginkgoinæ*. *Acta Biol.*, **7**, 1-2, p. 31-37.

Kirchheimer (F.), 1934. — Ueber *Tsuga-Pollen* aus dem Tertiär. *Planta*, **22**, 2, p. 171-177. — 1939. Ueber die botanische Zugehörigkeit weiterer Frucht- und Samenreste, besonders aus den Braunkohlenschichten Sachsens. *Planta*, **29**, p. 262.

KONTOS (P.), 1930. — Beitrag zur Kenntnis der Waldverteilung in Griechenland. *Ext. Prakt. Acad.*, Athènes, Séance du 17 oct. 1929 et des 9 et 13 janv. 1930.

KÖPPEN (W.) et WEGENER (A.), 1924. — *Die Klimate der geologischen Vorzeit.* 256 p., Berlin.

KRÄUSEL (R.), 1931. — Ueber eine Kiefer der Sektion Banksia aus dem deutschen Tertiär. *Senckenbergiana,* **13**, 1. — 1961. Paleobotanical evidence of climate. Chap. X, p. 227-254, in : *Descriptive paleoclimatology* », London, Nairn (Interscience Publishers).

KREMP (G.), 1950. — Pollenanalytische Braunkohlenuntersuchungen im südlichen Teil Niedersachsens, insbesondere im Solling. *Geol. Jahrb.*, **64**, p. 489-517.

KRYSTOFOVICH (A. N.), 1929. — Evolution of the Tertiary flora in Asia. *New Phytologist,* **28**, p. 303-312.

KULP (J. L.), 1961. — Geologic time scale. Isotopic age determination on rocks of known stratigraphic age define an absolute time scale for earth history. *Science,* U. S. A., **133**, n° 3459, p. 1105-1114.

KUPRIANOVA (L. A.), 1960. — Palynological data contributing to the history of *Liquidambar. Pollen et Spores,* **2**, 1, p. 71-88. — 1963. On a hitherte undescribed family belonging to the *Amentifereæ. Taxon,* **12**, 1, p. 12-13.

LAURENT (L.), 1899. — Flore des calcaires de Célas. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille,* sér. 2, *Bull. Notes Zool. Paléont.,* **1**, 2, 154 p. — 1904-1905. Flore pliocène des Cinérites du Pas de la Mougudo et de Saint-Vincent-la-Sabie (Cantal). *Ann. Mus. Hisi. Nat. Marseille, Géol.,* **9**, 313 p. — 1908. Flore plaisancienne des argiles cinéritiques de Niac (Cantal). *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, Géol.,* **12**, 88 p. — 1911 *a*. Note à propos d'un nouveau gisement de plantes fossiles du département de l'Ain. *C. R. Ass. Fr. Avancement Sc., Dijon,* **1**, p. 293-297. — 1911 *b*. Sur la présence du genre « *Atriplex* » dans la flore fossile de Menat (Puy-de-Dôme). *C. R. Ass. Fr. Avancement Sc., Dijon,* **2**, p. 379-384. — 1919. Les *Liquidambar.* Essai de filiation des formes actuelles et fossiles du genre *Liquidambar. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille,* **17**, p. 9-27.

LAURENT (L.) et MARTY (P.), 1923. — Flore foliaire des argiles de Reuver et des gisements synchroniques voisins (Limbourg hollandais). *Med. van's Rijk geolog. Dienst.,* **1**, sér. B, 80 p.

LEROI-GOURHAN (A.), 1961. — Flores quaternaires françaises. *Bull. Soc. Bot. Fr.,* **108**, 5-6, p. 244-254.

LESCHIK (G.), 1951. — Mikrobotanisch-stratigraphische Untersuchung der jungpliozänen Braunkohle von Buchenau (Kr. Hünfeld). *Palæontographica,* **92**, Abt. B, p. 1-51.

LOMBARD (A.), 1956. — *Géologie sédimentaire; les séries marines.* 792 p., Paris, Masson et C^ie^, édit.

MÄDLER (K.), 1939. — Die pliozäne Flora von Frankfurt-am-Main. *Abh. Senckenberg. naturf. Ges.,* **446**, 202 p.

MARIOLOPOULOS (E. G.) et KARAPIPERIS (L. N.) (?). — *Map of annual average of rains in Greece* (1901-1940). Athènes.

MARTY (P.), 1903. — Flore Miocène de Joursac (Cantal). *Rev. Haute-Auvergne,* **5**, 2, 182 p. — 1905. Végétaux fossiles des cinérites pliocènes de Las-Clausades (Cantal). *Rev. Haute-Auvergne,* **7**, 36 p.

MATTFELD (J.), 1925. — Die in Europa und dem Mittelmeergebiet wildwachsenden Tannen. *Mitt. d. deutsch. dendr. Gesel.,* **35**, 1-37. — 1930. Ueber hybridogene Sippen der Tannen. *Bibliotheca Botanica,* **25**, 100, p. 1-84.

MAYR (E.), 1949. — Speciation and systematics. *Genetics, Paleontology and Evolution,* p. 281-298, New-Jersey, Princeton University Press.

MAZENOT (G.), 1945. — Les lignites bressans, le bassin lignitifère de Chaumergy. *Pub. Bur. Rech. géol. et géoph.,* Paris, **1**, 144 p. — 1946 *a*. Analyse pollinique du lignite plaisancien du bassin de Chaumergy. *C. R. somm. Soc. Géol Fr.* (17 déc. 1945), p. 230-232. — 1946 *b*. Sur les débris végétaux microscopiques du lignite plaisancien du bassin de Chaumergy et sur la genèse du combustible. *C. R. somm. Soc. Géol. Fr.* (11 mars 1946), p. 82-83.

Mazenot (G.) et Locquin (M.), 1947. — Spores et cellules caractéristiques de Cryptogames vasculaires et de Champignons dans le lignite plaisancien du Bassin de Chaumergy. *C. R. somm. Soc. Géol. Fr.* (20 janv. 1947), p. 24-25.

Médus (J.) et Nonn (H.), 1963. — Premiers résultats d'analyses polliniques à Puentes de Garcia Rodriguez (province de Galice, Espagne) et conclusions géomorphologiques qui en découlent. *C. R. Acad. Sc., Paris,* **256**, 77, p. 1570-1572.

Menendez-Amor (J.), 1955. — La depresion ceretana española y sus vegetales fosiles. Caracteristica fitopaleontologica del Neogeno de la Cerdaña española. *Mem. Real Acad. de Cienc. exac. fis. y nat., ser. Cienc. nat.,* **18**, 343 p., Madrid.

Méon (H.), 1963. — Révision du Pliocène lacustre de la partie Sud du plateau de Dombes (Gisements de Mollon et de Sermenaz). *Thèse 3e Cycle, Fac. Sc., Lyon,* **75**, 77 p.

Mistardis (G.), 1952. — Sur le caractère plus ou moins désertique d'une partie de l'Egéide méridionale durant quelques périodes du Pliocène et du Quaternaire. *C. R. Congr. Géol. Int.,* Alger, **7**, p. 50-51.

Molinier (René), 1959. — L'excursion en Provence de la Société Internationale de Phytosociologie. *Vegetatio,* **8**, p. 340-383.

Monoszone (M. Kh.), 1954. — Description morphologique des pollens des principales espèces de Chênes d'U. R. S. S. (en russe). *Tr. Inst. Geogr. Akad. Nauk S. S. S. R.,* **61**, p. 98-118. — 1957. Identification of species of the fossil pollen of *Chenopodiaceæ* (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R.,* **114**, 3, p. 648-651. — 1961. Variation des indices morphologiques du pollen de quelques espèces de Chêne (en russe). *Dokl. Akad. Nauk S. S. S. R.,* **140**, 6, p. 1456-1459.

Nagy (E.), 1958. — Palynologische Untersuchung der am Fusse des Matra-gebirges gelagerten oberpannonischen Braunkohle. *Ann. Inst. Geol. Publ. Hung.,* **16**, p. 1.

Nakamura (J.) et Shibasaki (T.), 1959. — Diagnostic characters of fern spores (I) *Ophioglossaceæ, Helminthostachyaceæ* and *Osmundaceæ*. *Research Reports of the Köchi University,* **8**, 14, p. 1-11.

Neuy-Stolz (G.), 1958. — Zur Flora der Niederrheinischen Bucht während der Hauptflözbildung u. s. w. *Fortschr. Geol. Rheinl. u. Westf.,* **2**, p. 503-525.

Oldfield (F.), 1959. — The pollen morphology of some of the west european Ericales. *Pollen et Spores,* **1**, 1, p. 19-48.

Paccard (M.), 1961. — L'abri n° 1 de Chinchon (com. de Saumanes de Vaucluse). *Bull. Soc. Préhist. Fr.,* **43**, 1-2, p. 40-44.

Paladilhe (A.), 1873. — Etude sur les coquilles fossiles des marnes pliocènes lacustres des environs de Montpellier. *Rev. Sc. Nat. Montp.,* **11**, p. 38-65.

Paquereau (M. M.) et Schœller (M.), 1959. — Quaternaire et Pliocène du Gurp (Gironde). *Bull. Soc. Géol. Fr.,* sér. V, **1**, 1, p. 79-83.

Pardé (L.), 1939. — *Les conifères,* 294 p., Paris, La Maison rustique.

Perrin (H.), 1931. — Indices d'aridité et répartition des essences forestières. *C. R. Congrès Ass. Fr. Avancement Sc.,* Paris, p. 511-514.

Pla Dalmáu (J. M.), 1961. — *Polen.* 511 p., Gérone, Talleres Gráficos.

Planchais (N.), 1962. — Le pollen de quelques chênes du domaine méditerranéen occidental. *Pollen et Spores,* **4**, 1, p. 87-93.

Pokrovskaia (I. M.), 1958 (1950). — Analyse pollinique (en russe, 1950). Trad. in *Ann. Serv. Inform. Géol. du B. R. G. G. M.,* Paris, **24**, 434 p. (1958).

Pons (A.), 1952. — La hêtraie du Grand Luberon (Vaucluse). *Bull. Soc. Bot. Fr.,* **99**, 4-6, p. 187-189. — 1955. Quelques techniques modernes de la paléobotanique appliquées au matériel du Sud-Est de la France. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. et Zool. Fac. Sc. Univ. Montpellier,* sér. Bot., **7**, p. 89-97. — 1956. Application de la méthode des diagrammes de dispersion symbolique à l'analyse pollinique. *Naturalia Monspeliensia,* sér. Bot., **8**, p. 177-188. — 1961. Les aspects biologiques des variations latérales en palynologie stratigraphique. *Naturalia Monspeliensia,* sér. Bot., **13**, p. 51-58.

Pons (A.) et Quézel, 1956. — Premiers résultats de l'analyse pollinique de quelques paléosols sahariens. *C. R. Ac. Sc., Paris,* **243**, p. 1656-1658.

Potonié (R.), 1931. — Pollenformen der miozänen Braunkohle (2. Mitt.). *Ber. Ges. naturf. Freunde*, Berlin, p. 24-28. — 1934. Zur Mikrobotanik des eozänen Humodils des Geiseltals. *Arb. Inst. Paläob. Petrog. der Brennsteine*, Preuss. Geol. L. A., **4**, p. 25-125.

Quézel (P.), 1957. — *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. 463 p., Paris, Lechevalier.

Raatz (G.), 1957. — Mikrobotanisch-stratigraphische Untersuchung der Braunkohle des Muskauer Bogens. *Abh. Preuss. Geol. Landesanstalt*, nouv. sér., **183**, 48 p.

Reichinger (K. H.), 1943. — Flora Aegaea. *Denkschriften d. Akad. d. Wiss.*, Vienne, **105**, 1, 924 p.

Reid (Cl. et E. M.), 1915. — The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian border. *Med. Rijksopsp. van Delfst.*, **6**, 175 p.

Reid (E. M.), 1920 *a*. — Recherches sur quelques graines pliocènes du Pont-de-Gail (Cantal). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **20**, p. 48-96. — 1920 *b*. A comparative review of Pliocène Floras on the study of fossil seeds. *Quaterly journal of the Geological Society*, Londres, **76**, 2, p. 115-161. — 1923. Nouvelles recherches sur les graines du Pliocène inférieur du Pont-de-Gail (Cantal). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **23**, p. 308-355.

Rérolle (L.), 1884. — Etudes sur les végétaux fossiles de Cerdagne, I. *Rev. Sc. nat., Montpellier*, 3e sér., **4**, p. 167-191.

Rol (R.), 1937. — Contribution à l'étude de la répartition du Sapin (*Abies alba* Mill.). *Ann. Ecole Nat. Eaux et For.*, Nancy, **6**, 2, 70 p.

Rubel (Ed.), 1914. — The forests of the western Caucasus. *Journal of Ecology*, **2**, 1, p. 39-42.

Rudolph (K.), 1935. — Mikrofloristische Untersuchung tertiärer Ablagerungen im nördlichen Böhmen. *Beihefte Bot. Centralbl.*, Abt. B, **54**, p. 244-328.

Saporta (G. de), 1866. — Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. 2e partie. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, **3**, 5, 148 p. — 1873. Sur les caractères propres de la végétation pliocène, à propos des découvertes de M. J.-B. Rames, dans le Cantal. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., **1**, p. 219-232. — 1879. *Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme*. 416 p., Paris, Masson et Cie, édit. — 1888. *Origine paléontologique des Arbres cultivés ou utilisés par l'homme*. 360 p., Paris, Baillière.

Saporta (G. de) et Marion (A.-F.), 1876. — Recherches sur les végétaux fossiles de Meximieux. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **1**, p. 131-335.

Sargent (C. S.), 1933. — *Manual of the trees of North America*. 910 p., Boston et New-York, Houghton Mifflin Company.

Sauvage (Ch.), 1961. — Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sc. Chérifien, sér. Bot.*, **21**, 463 p., Rabat.

Schmid (E.), 1949. — Prinzipien der natürlichen Gliederung der Vegetation des Mediterrangebietes. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **59**, p. 169-200.

Sittler (C.), 1955. — Méthodes et techniques physico-chimiques de préparation des sédiments en vue de leur analyse pollinique. *Rev. Inst. fr. Pétrole*, **10**, 2, p. 103-114. — 1958. Stratigraphie palynologique du Miocène en France. *C. R. Cong. Ass. Fr. Avancement Sc., Aix-Marseille, Sect. Sc., Ss. Sect. Géologie*, Coll. Miocène, p. 179-189.

Stachurska (A.), 1961. — Morphologie of pollens grains of the *Juglandaceæ*. *Polskie tow. Botaniczne, Monographiæ Botanicæ*, **12**, p. 121-137.

Staphopoulos, 1947. — *Carte forestière de Grèce*. Ministère de l'Agriculture, Athènes.

Stebbins (G. L.), 1949 *a*. — *Variation and evolution in plants*. 643 p., New York, Col. Univers. Press. — 1949 *b*. — Rates of evolution in plants. *Genetics, Paleontology and Evolution*, p. 229-242, New-Jersey, Princeton University Press.

Steffanoff (B.) et Jordanoff (D.), 1935. — *Studies upon the Pliocene flora of the plain of Sofia (Bulgaria)*. Sofia.

Stojanoff (N.) et Steffanoff (B.), 1929. — Beitrag zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia. *Zeitschr. d. bul. geol. Ges.*, **2**, p. 3.

Straka (H.), 1952. — Zur Feinmorphologie des Pollens von *Salix* und von *Artemisia*. *Svensk botanisk Tidskrift*, **46**, 2, p. 204-227.

Straus (A.), 1952. — Beitrag zur Pliocänflora von Willerhausen. III : Die niederen Pflanzengruppen bis zu den Gymnospermen. *Palæontolographica*, Abt. B, **93** p. 1-44.

Szafer (W.), 1946. — The Pliocene flora of Kroscienko in Poland. I. General part. *Polska Akad. Umiejet., Rosp. Wydz. Matem.-Przyrod.*, **72**, B, 1, 162 p. — 1947. The Pliocene Flora of Kroscienko in Poland. II. Descriptive part. *Polska Akad. Umiejet., Rosp. Wydz. Matem. Przyrod.*, **72**, B. 2, 213 p. — 1949. Studies on the genus *Tsuga* Carr. in the Tertiary of Europe. *Bull. Intern. Acad. Polon. Sc. et Lett., Cl. Sc. Math. et Nat., Sér. B*, Cracovie, p. 25-31. — 1951. The family *Eucommiaceæ* in the Tertiary of Europe. *Odbitka Kosmozu*, **66**, sér. A, p. 1-3. — 1954. Pliocenska Flora okolic Csorsztyna jej stosunek do Plejstocenu. *Inst. Geol. Prace*, Varsovie, **11**, 238 p.

Teixeira (C.), 1943. — Sobre a existencia de Palmeiras do genero *Sabal* no pliocenico portugues. *Bull. Soc. Portugaise Sc. Nat.*, **14**, 28, p. 135-138. — 1944 *a*. Pinheiro fossil do pliocenico de Rio-Major. *Bol. Soc. Broteriana*, **19**, 2e sér., p. 201-204. — 1944 *b*. Para a historia evolutiva do pinheiro dentro da flora portuguesa. *Bol. Soc. Broteriana*, **19**, 2e sér., p. 209-221. — 1952. Flora fossil do Plioceno de Vale de Santarem. *Comm. Serv. Geol. Portugal*, **33**, p. 93-96.

Thiergart (F.), 1940. — Die Mikropaläontologie als Pollenanalyse im Dienst der Braukohlenforschung. *Schriften aus d. Gebiet d. Brennstoff-Geologie*, **13**, 83 p.

Thompson (P. W.), 1954. — New investigations about plant associations and swamps types in the Rhenish Brown-Coal layers. *8e Congr. Int. de Bot., Paris-Nice 1954, section 5, Paléobotanique. Extr. Vol. rapp. Sect. 2, 4, 5, 6 du congrès*, p. 194-195.

Thomson (P. W.) et Pflug (D. H.), 1953. — Pollen und Sporen des mitteleuropäischen Tertiärs. *Palæontographica*, Abt. B, **94**, p. 1-138.

Ting (W. S.), 1961. — On some pollen of californian *Umbelliferæ*. *Pollen et Spores*, **3**, 2, p. 189-199.

Traverse (A.), 1955. — Pollen Analysis of the Brandon lignite of Vermont. *Bureau of Mines Rept. of Investigations 5151, in Catalog of fossil spores and pollen* prepared by Kremp G. O. *et al., The Pennsylvania State University*, 1957, **1**, p. 1-52.

Ueno (J.), 1951. — Morphology of Pollen of *Metasequoia, Sciadopitys*, and *Taiwania*. *Journal of the Inst. of Polytech. Osaka City Univ.*, **2**, sér. D, p. 22-26. — 1957. Relationships of Genus *Tsuga from pollen morphology*. *Journal Inst. Polytech. Osaka Univ.*, sér. D, **8**, p. 191-201. — 1958. Some palynological observations of Pinaceae. *Journal Inst. Polytech. Osaka Univ.*, sér. D, **9**, p. 163-177. — 1959. Some palynological observations of *Taxaceæ, Cupressaceæ* and *Araucariaceæ*. *Journal Inst. Polytech. Osaka Univ.*, sér. D, **10**, p. 75-87. — 1960 *a*. Palynological notes of Podocarpaceae. *Acta Phytotax. Geobot.*, **18**, 7, p. 198-207. — 1960 *b*. Studies on pollen grains of *Gymnospermæ*. Concluding remarks to the Relationships between *Coniferæ*. *Journ. Inst. Polytech. Osoka Univ.*, sér. D, **11**, p. 109-136. — 1960 *c*. On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. *Biol. J. Nara Women's Univ.*, **10**, p. 19-25.

Van Campo-Duplan (M.), 1950. — Recherches sur la phylogénie des Abiétinacées d'après leurs grains de pollen. *Trav. Lab. forestier Toulouse*, **2**, 4, 1re sect., art. I, 182 p. — 1951. Recherches sur la phylogénie des Taxodiacées d'après leurs grains de pollen. *Trav. Lab. forestier Toulouse*, **2**, 4, 1re sect., art. 2, 14 p. — 1953. Recherches sur la phylogénie des Cupressacées d'après leurs grains de pollen. *Trav. Lab. forestier Toulouse*, **2**, 4, 1re sect., art. 3, 20 p.

Van Campo (M.), 1954. — Considérations générales sur les caractères des pollens et des spores et sur leur diagnose. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **101**, 5-6, p. 250-281. — 1957. Palynologie africaine, I. *Bull. Inst. Fr. d'Afr. Noire*, **19**, sér. A, 3, p. 659-678. — 1958. Palynologie africaine, II. *Bull. Inst. Fr. d'Afr. Noire*, **20**, série A, 3,

p. 753-760. — 1959. Au sujet des pollens de *Larix europea* trouvés dans le Pliocène de la région bordelaise. *C. R. somm. Séances Soc. Géol. Fr.*, **8**, p. 216. — 1962. A propos de l'article « Flores quaternaires françaises ». *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **109**, 1-2, p. 33-35.

Van Campo (M.) et Elhai (H.), 1956. — Etude comparative des pollens de quelques chênes. Application à une tourbière normande. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **103**, 5-6, p. 254-260.

Van Campo (M.) et Leroi-Gourhan (A.), 1956. — Un paysage forestier rissien dans l'Yonne. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **103**, 5-6, p. 285-286.

Viret (J.), 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. Avec une analyse granulométrique par E. Schmid, et une analyse pollinique par Ch. Kraehenbuehl. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **4**, 200 p.

Weyland (H.) et Pflug (H.), 1957. — Die Pflanzenreste der pliozänen Braunkohle von Ptolemais in Nordgriechenland, II. *Palæontographica*, Abt. B, **102**, p. 96-109.

Weyland (H.), Pflug (H.) et Mueller (H.), 1960. — Die Pflanzenreste der pliozänen Braunkohle von Ptolemais in Nordgriechenland. II. *Palæontographica*, Abt. B, **106**, p. 71-98.

Wodehouse (R.), 1935. — *Pollen grains. Their structure identification and significance in Science and Medecine.* 574 p., New-York and London, Mc Graw-Hill. — 1936. Pollen grains in the identification and classification of plants, VIII. *The Alimastaceæ. Am. Journal of Bot.*, **23**, 8, p. 535-539.

Wolff (H.), 1934. — Mikrofossilien des pliozänen Humodils der Grube Freigericht bei Dettingen-a.-M. und Vergleich mit älteren Schichten des Tertiärs so wie posttertiären Ablagerungen. *Arb. Inst. Paläob. u. Petrogr. Brennsteine*, Preuss. Geol. L.-A., **5**, p. 55-86.

Wulff (E. V.), 1936. — Genre *Fagus*, in : *Grande Flore de Russie*, **5**, p. 354-359.

Yamazaki (T.) et Takeoka (M.), 1956. — On the identification of the pollen of *Taxodiaceæ. Scientifics Reports Saikyo Univ. Agri.*, **8**, p. 10-16.

Zagwijn (W. H.), 1960. — Aspects of the Pliocene and early Pleistocen vegetation in the Netherlands. *Med. Geol. Sticht.*, sér. C, **3**, 5, 78 p. — 1961. Vegetation, climate and radiocarbon datings in the late Pleistocene of the Netherlands. Part 1 : Eemian and early weichselian. *Med. Geol. Sticht.*, **14**, p. 15-45.

MICROPHOTOGRAPHIES

1. *Æsculus hippocastanum* (Hauterives-exploitation 25; × 800).
   Les ponctuations de la membrane aperturale sont surtout visibles au niveau de l'endoaperture.

2. *Podocarpus* type 1 (Mollon-rivière 13; × 1 200).
   Détail de la surface d'un ballonnet sur lequel, outre les indentations du réseau, on observe quelques éléments isodiamétriques isolés.

3. Célastracée (La Bégude 14; × 800).
   Intercolpium réticulé, vue de profil de l'aperture.

4. *Drosera* (Gévrieux 13; × 400).
   La forme biconique des échinules se devine sur le grain du bas à droite.

5. *Eucommia* (Mollon-rivière 16; × 600).

6. *Fagus* (La Bégude 33; × 2 000).
   Détail d'une coupe équatoriale montrant la marge protubérante du sillon.

7. *Ginkyo* (Saint-Geniès 6/2; × 800).

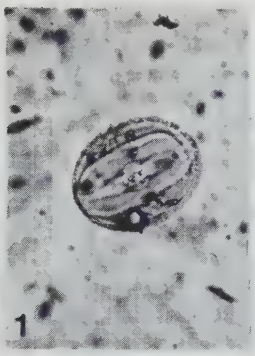
8. *Ilex cf. canariensis* (Hauterives-exploitation 25; × 500).

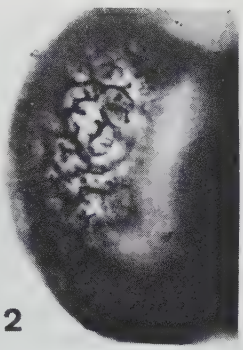
9. *Liquidambar cf. orientalis* (Hauterives-exploitation 15; × 800).
   La forme ovale et le contour net des pores sont bien visibles sur ce grain exceptionnellement bien conservé (ponctuations de la membrane porale visibles).

10. *Liriodendron* (Mollon-rivière 16; × 400).

11. *Lonicera* (Mollon-rivière 2; × 400).

12. *Lygodium* ? (Mollon-rivière 13; × 400).

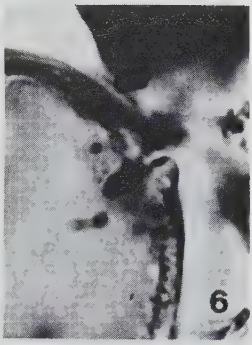

1

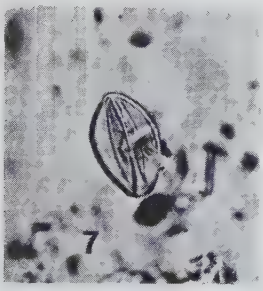

2

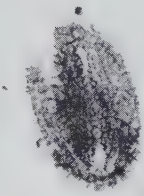
3

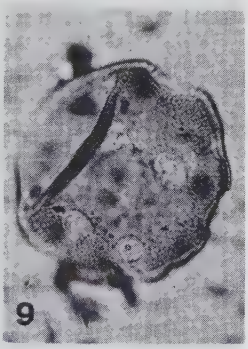
4

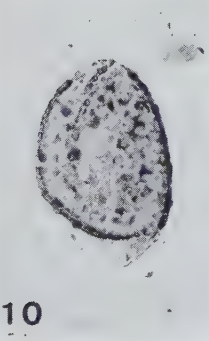
5

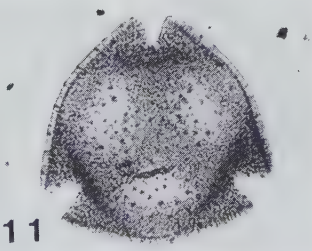

6

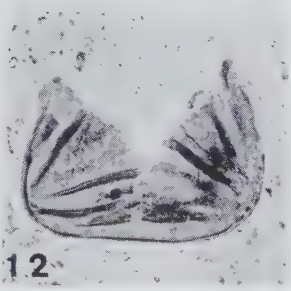

7


8


9


10


11


12

13. *Magnolia* (Mollon-rivière 3; × 800).
L'ornementation scabre-réticulée est visible, grâce au faible éclairage latéral, sur la partie bordant le sulcus à gauche.

14. *Eurgale* (Mollon-rivière 3; × 800).

15. *Osmunda regalis* (Mollon-rivière 13; × 400).

16. *Osmunda cf. cinnamomea* (Mollon-rivière 10; × 400).
L'ornementation est constituée d'éléments plus ou moins isodiamétriques.

17. *Osmunda claytonniana* (Hauterives-exploitation 25).
a (× 800) : ornementation en figures allongées, lobées;
b (× 400) : mise au point sur la partie distale des verrues.

18. Palmacée (Mollon-rivière 13; × 800).

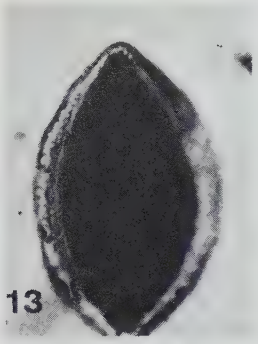
19. Rosacée (Mollon-rivière 13; × 800).

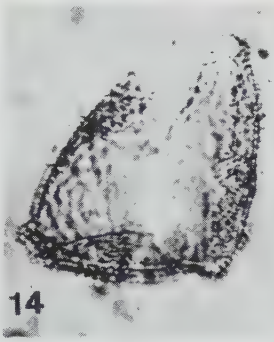
20. Sapotacée (Mollon-rivière 15; × 800).

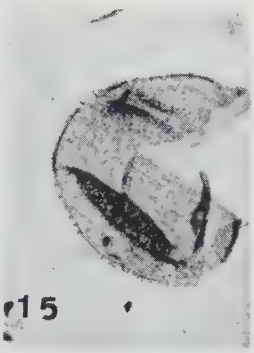
21. *Sciadopitys* (Hauterives-exploitation 5; × 600).

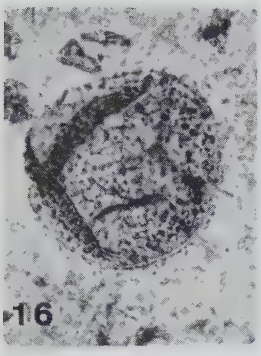
22. *Selaginella cf. apus* (Mollon-rivière 13; × 600).

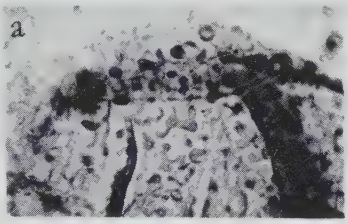
23. *Selaginella cf. eggersii* (Mollon-rivière 10; × 600).


13

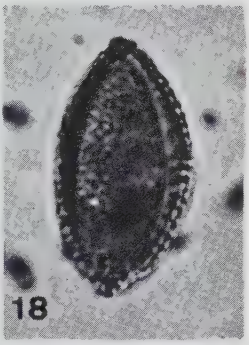

14

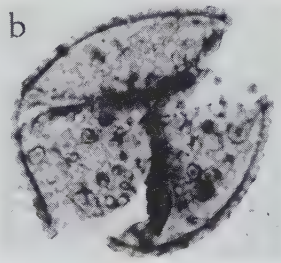

15

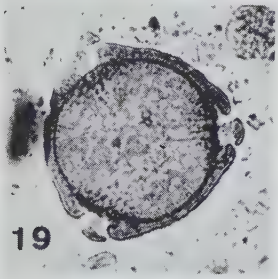

16



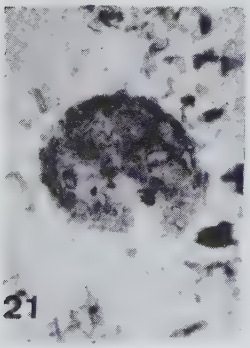
17

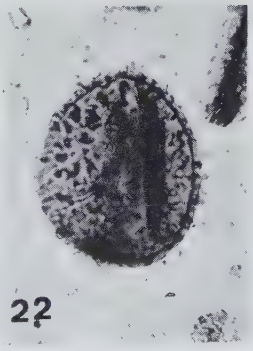

18

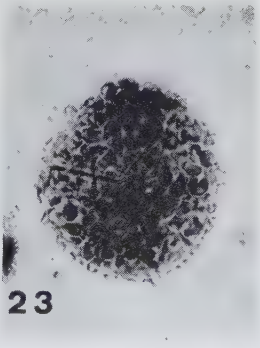



19

20


21


22


23

24. *Symplocos* (Mollon-rivière 13; × 1 000).

25. *Tsuga canadensis* (La Bégude 1).
a (× 1 000) : détail de la crête marginale constituée par des arceaux assez réguliers;
b (× 400) : ensemble du grain.

26. *Tsuga caroliniana* (La Bégude 1).
a (× 1 000) : détail de la crête marginale (partie en coupe, partie vue à plat) constituée par des arceaux irréguliers;
b (× 400) : ensemble du grain.

27. Vitacée (La Bégude 24; × 1 000).

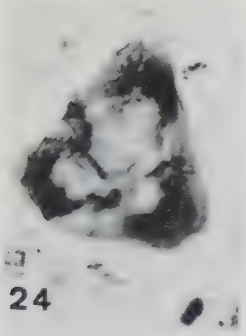
28. *Woodwardia* (Hauterives-exploitation 25; × 400).

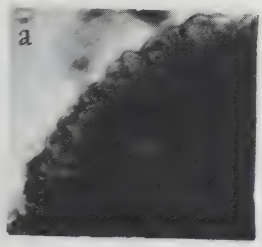
29. Inaperturé échinulé (Hauterives-exploitation 25; × 600).
Deux aspects des grains ordinairement éclatés.

30. Inaperturé réticulé (Hauterives-exploitation 25; × 600).
a : grain ouvert, aspect le plus fréquent;
b : grain plié (selon l'un des bords de l' « opercule »);
c : opercule en vue de profil ?;
d : rebord du sillon « operculé ».

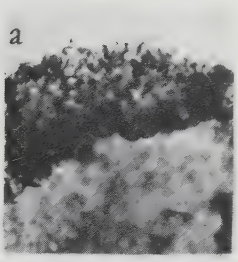
31. Tricolpé clavulé (La Bégude 26; × 500).

32. Monocolpé réticulo-rugulé (Hauterives-exploitation 19; × 400).

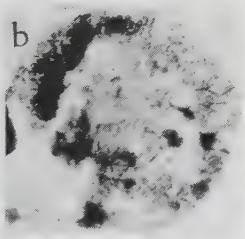

24



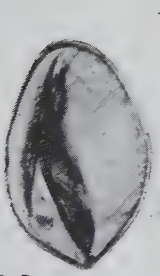
25



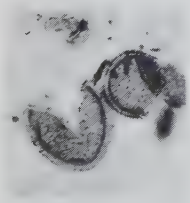
26

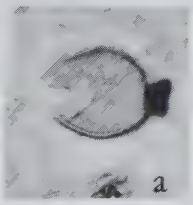


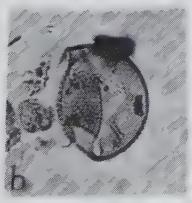
27


28

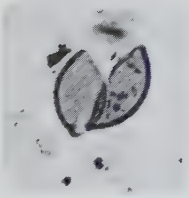
31

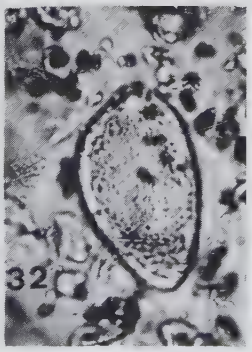

29





30




32

MASSON et C^ie^, Editeurs,
120, B^d^ S^t^-Germain, Paris (VI^e^).
Dépôt légal : 4^e^ trim. 1964.
N° 4130.

Imprimé
en France.

SOULISSE ET CASSEGRAIN,
Imprimeurs, Niort.
Dépôt légal : 4^e^ trim. 1964.
N° 653.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LES RESTES VÉGÉTAUX ET LES PROBLÈMES DE DATATION ABSOLUE

Vu et approuvé :

Montpellier, le 9 avril 1964.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

B. Charles.

Vu

et permis d'imprimer :

Montpellier, le 9 avril 1964.

Le Recteur
de l'Académie de Montpellier,

Richard.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 4e trim. 1964. N° d'ordre : 653.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 4e trim. 1964. N° d'ordre : 4130.
(Printed in France.)